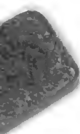
ÜBER DIE FLIMMERBEWEG UNG

Theodor Wilhelm ENGELMANN





ÜBER DIE

FLIMMERBEWEGUNG.

VON

TH. W. ENGELMANN,
DR. MED.
ASSISTENT AM PHYSIOLOG. LABORATORIUM DER UNIVERSITÄT
UTRECHT.

MIT EINER TAFEL.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1868.

ÜBER DIE

FLIMMERBEWEGUNG.

VON

TH. W. ENGELMANN,

DR. MED.

ASSISTENT AM PHYSIOLOG. LABORATORIUM DER UNIVERSITÄT

UTRECHT.

MIT EINER TAFEL.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1868.


BRITISH MUSEUM

DEM ANDENKEN

ALBERT'S VON BEZOLD.



Inhaltsverzeichniss.

Einleitung.

Die Bedingungen zu untersuchen, unter welchen die Flimmerbewegung zu Stande kommt, und die Veränderungen zu ermitteln, welche dieselbe bei Aenderung dieser Bedingungen erleidet, war die Aufgabe der folgenden Arbeit. Es war wünschenswerth, diese Aufgabe in möglichst weitem Umfang anzufassen. In der letzten Zeit hat sich die Ansicht immer mehr befestigt, dass alle die sogenannten Contractilitätserscheinungen, unter ihnen auch die Flimmerbewegung, im Wesentlichen unter gleichen Bedingungen stattfinden, alle im Wesentlichen durch dieselben Einflüsse begünstigt, durch dieselben Einflüsse gehemmt werden. Die Richtigkeit dieser Ansicht vorausgesetzt, bot sich somit die Aussicht, durch möglichst genaue Ermittelung dieser Bedingungen für eine der genannten Erscheinungen, auch auf die andern einiges Licht zu werfen. Zur Lösung dieser Aufgabe schien nun die Flimmerbewegung vor allen verwandten Bewegungen geeignet, weil sie in der Weite der Excursionen, in der Frequenz, mit welcher die Schwingungen der Flimmerhaare erfolgen, und in den mechanischen Leistungen der thätigen Flimmerhaare messbare Grössen an die Hand giebt. Die Amplitude der Schwingungen lässt sich unter dem Mikroskop messen, die Schwingungen lassen sich zählen. Der Grad der Beschleunigung oder der Verlangsamung der Flüssigkeitsströmung an der flimmernden Oberfläche kann wenigstens in den meisten Fällen in Zahlen ausgedrückt werden. Dieser Vortheil, zusammengehalten mit dem regelmässigen Rhythmus der Bewegungen, welcher dem Auge verhältnissmässig feine Aenderungen der Bewegung im Mikroskop zu bemerken gestattet, ist nicht hoch genug zu schätzen, wenn man weiss, wie schwierig es ist, bei andern Bewegungen, z. B. denen des Protoplasma,

zu entscheiden, ob eine kleine Beschleunigung oder Verlangsamung vorhanden, und wenn sie vorhanden, ob sie dem Einfluss des angewandten Agens zuzuschreiben sei oder noch in's Bereich der normalen Schwankungen falle.

Trotz dieser Umstände nun, welche die Flimmerbewegung als ein so besonders günstiges Untersuchungsobject erscheinen lassen und trotz des Umstandes, dass das Phänomen dieser Bewegung nun schon seit langen Jahren bekannt ist, kann man doch nicht sagen, dass mit der Lösung unserer Aufgabe bisher viel mehr als der Anfang gemacht worden sei. — In der bekannten Schrift von Purkinje und Valentin[1]), welche sich besonders über das Vorkommen der Flimmerbewegung sehr ausführlich verbreitet, findet man eine Aufzählung von vielen Stoffen, von denen angegeben wird, in welcher Verdünnung sie noch schädlich auf die Flimmerbewegung wirken. Diese Angaben sind indess ziemlich unbrauchbar, da die Abstufung der Concentrationsgrade eine sehr rohe war: es ist nur von 10–, 100–, 1000facher Verdünnung u. s. f. die Rede. Es gelten ferner alle Angaben nur für Flimmerhaare von Unio und Anodonta. Die Verfasser beschränken sich auf diese Muscheln, weil sie in der auch jetzt noch hie und da auftauchenden irrthümlichen Meinung befangen waren, dass es für solche Versuche gleichgültig sei, ob man das Flimmerepithel von der Schleimhaut eines Wirbelthieres oder von den Kiemen einer Muschel oder sonst woher nehme. Sie hätten überlegen sollen, dass die Bewegung von Flimmerhaaren, von denen die Einen während des Lebens von alkalischer Feuchtigkeit, andere, wie die der Süsswassermollusken, von beinahe reinem Wasser, wieder andere — die von Seethieren — von starker Kochsalzlösung umspült werden, sie hätten überlegen sollen, dass die Bewegungen dieser verschiedenen Arten von Flimmerhaaren nicht in allen Fällen durch dieselben Einflüsse in derselben Weise verändert werden können. So erwähnt denn auch schon Valentin[2]) selbst, dass das Blut von Wirbelthieren, welches »das beste Erhaltungsmittel der Flimmerbewegung der gleichartigen Geschöpfe sei«, auf die Flimmerbewegung von Muscheln vernichtend wirke.

Aus den Angaben von Purkinje und Valentin verdient ferner Erwähnung, dass die verlangsamte Flimmerbewegung durch mechanische Erschütterung verstärkt werden könne, eine Thatsache, die schon im

---

1) Purkinje et Valentin, De phaenomeno generali et fundamentali motus vibratorii. Wratislaviae 1835. — Valentin, Artikel Flimmerbewegung in R. W. H. I. pag. 484—516 1842.

2) a. a. O. p. 512.

Anfang dieses Jahrhunderts von STEINBUCH[1]) beobachtet worden ist. Dass bei höheren Wärmegraden die Bewegung erlischt, erwähnen die genannten Forscher gleichfalls. Sie konnten Flimmerhäute von Säugethieren und Vögeln »ohne Störung des Phänomens« momentan in Wasser von 81° Celsius tauchen. »Kiemenstücke von Unio konnten ohne »Nachtheil eine halbe bis zwei Minuten in Wasser von 44° bis 41° Celsius gehalten werden.« Zwischen 6° bis 12° Celsius soll die Bewegung bei warmblütigen Thieren in der Regel aufhören; vor Kälte erstarrte Frösche und eingefrorene Muscheln sollen dagegen »das Phä»nomen ungestört bewahren.« Ein vor Kälte erstarrtes Flimmerepithelium könne in der Regel durch Wiedererwärmung nicht wieder zum Leben gebracht werden. — Leiteten PURKINJE und VALENTIN mit Hülfe einer Leydener Flasche starke elektrische Schläge durch eine Muschel, so ward die Flimmerbewegung nicht im Geringsten verändert. — »Der Galvanismus hat« nach ihnen »nur in so fern Effect, als er mit ther»mischen und elektrolytischen Wirkungen verknüpft ist[2]).« Schliesslich erwähnen die Verfasser noch, dass es nicht gelinge, die Flimmerbewegung wieder zu erregen, wenn sie einmal vollständig durch Eintrocknen, Kälte, chemische Reagentien zur Ruhe gebracht worden sei.

Bald nach der Arbeit von PURKINJE und VALENTIN erschien der erste Band von TODD's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, für welchen SHARPEY[3]) den Artikel Cilia bearbeitet hatte. Ein Abschnitt[4]) dieses Artikels ist den Einflüssen äusserer Agentien auf die Flimmerbewegung gewidmet. Im Allgemeinen werden PURKINJE's und VALENTIN's Erfahrungen bestätigt, insbesondere was den Einfluss der Spannungselektricität und des galvanischen Stromes angeht. Erwähnung verdient aber, dass SHARPEY ausdrücklich auf den Unterschied aufmerksam macht, welchen dieselben Substanzen in ihrer Wirkung auf Flimmerhaare von verschiedenen Thieren zeigen. Er beobachtete beispielsweise, dass süsses Wasser augenblicklich die Bewegung bei Seewassermollusken aufhob, dass schwache Lösung von salzsaurem Morphium wohl die Bewegung bei der Flussmuschel, nicht aber bei Froschlarven vernichtete, dass Blut von Wirbelthieren sogleich die Flimmerbewegung der Wirbellosen hemmte. Von der Beschleunigung durch mechanische Erschütterung bemerkt er, ob sie nicht vielmehr auf Wegräu-

---

1) STEINBUCH, Analekten neuer Beobachtungen u. Untersuchungen zur Naturkunde. Fürth, 1802.

2) VALENTIN, a. a. O. 511.

3) SHARPEY, Art. Cilia in: TODD, Cyclop. of Anat. and Physiol. Vol. I. 1835—36. pag. 606—638.

4) a. a. O. pag. 634.

mung eines Hindernisses, als auf directer Reizung beruhe. Endlich erwähnt er, dass das Flimmerphänomen auf den Kiemen von Froschlarven ungehindert fortbestehe in ausgekochtem, in destillirtem und in kohlensäurehaltigem Wasser.

Die nächste wichtige Bereicherung erfuhr die Lehre von der Flimmerbewegung durch die Entdeckung des Einflusses von Kali und Natron durch VIRCHOW[1]. Dieser fand bei Untersuchung einer menschlichen Trachea, dass diese beiden Stoffe die zur Ruhe gekommene Flimmerbewegung wieder erwecken können. Als er zu einem Objecte, an dem die anfangs sehr lebhafte Bewegung zum Theil nachgelassen hatte, zum Theil sehr schwach geworden war, Kalilauge hinzufügte, sah er »an allen Stellen die Bewegung sich wieder beleben und so lange an»dauern, bis eine Zerstörung der Theile selbst durch Corrosion eintrat.« Ebenso wie das Kali verhält sich nach VIRCHOW das Natron; Ammoniak soll dagegen die Bewegung sofort zum Stillstand bringen. Letzteres stimmte mit der älteren Beobachtung von PURKINJE und VALENTIN überein, welche fanden, dass kaustisches Ammoniak noch in 1000-facher Verdünnung die Bewegungen hemmte. — Zwei Jahre später theilte KÖLLIKER[2] im Anhang zu einer umfassenden Untersuchung über die Samenflüssigkeit einige Beobachtungen über Flimmerbewegung mit. Er fand, dass die Flimmern der Froschzunge »in NaCl von 1% und »2 NaO, HO, PO_5 von 5% und 10% in lebendigster Action bleiben, »dass dagegen NaCl von 5% ihre Bewegung aufhebt, welche jedoch »durch nachherigen Zusatz von Wasser wiederkommt.« Aehnliches fand er für die Bewegungen von Opalina und von der kleinen Flagellate aus dem Mastdarm der Frösche. —

So waren erst wenige Mittel gefunden, welche die erschlaffte Bewegung wieder zu beleben im Stande waren. Dass man denselben Effect durch Temperatursteigerung erreichen könne, ward bald darauf durch CALLIBURCÈS[3], einen Schüler CLAUDE BERNARD's gezeigt. Derselbe construirte einen Apparat, welcher aus einem oben durch einen Metalldeckel verschlossenen Glasgefäss bestand, in welchem auf einer in verticaler Richtung verstellbaren Platte die Rachenschleimhaut eines Frosches horizontal ausgespannt war. Durch Verstellung einer Schraube

1) VIRCHOW, Ueber die Erregbarkeit der Flimmerzellen. In: Arch. f. path. Anat. Bd. VI. 1854. pag. 133.

2) KÖLLIKER, Physiol. Studien über die Samenflüssigkeit. Ztschr. f. wiss. Zool. 1856. Bd. VII. pag. 251.

3) J. CALLIBURCÈS, Recherches expérim. sur l'influence exercée par la chaleur sur les manifestations de la contractilité des organes. In: Compt. rend. Vol. XLXII. 1858. pag. 638.

konnte die Platte mit der Rachenschleimhaut so eingestellt werden, dass letztere mit einem sehr dünnen horizontal gelagerten Glascylinder, dessen Axe ein feiner Aluminiumdraht bildete, in Berührung kam. Durch die Thätigkeit der Flimmerhaare ward das Glascylinderchen in Umdrehung versetzt. An dem einen Ende des die Axe des Glascylinderchens bildenden Aluminiumdrahtes, welches eine der Wände des Glasgefässes durchbohrte, war ein dünner Glasfaden befestigt, welcher sich als Zeiger über eine aussen auf dem Glasgefäss eingeritzte Kreistheilung hinbewegte. Die Bewegungen des Glascylinderchen im Innern der Flasche konnten somit aussen in vergrössertem Maassstabe abgelesen und gemessen werden. Aus Versuchen, die CALLIBURCES an 52 Schleimhäuten anstellte, ging nun hervor, dass bei einer Temperatur von 28° C. die Bewegung des Zeigers im Mittel etwa sechs Mal schneller war, als bei einer Temperatur von 12° bis 19° C. — BERNARD[1]), der diese Beobachtungen erwähnt, fügt hinzu, dass die Intensität der Bewegung »va en augmentant jusqu'a 50 ou 60 degrés, point à partir »duquel le mouvement commence à diminuer, pour cesser complétement à 80 degrés.« —

In den im Sommer 1864 von CLAUDE BERNARD gehaltenen Vorlesungen über die Eigenschaften der lebenden Gewebe, worin die Flimmerbewegung ausführlich behandelt wird, finden sich einige bemerkenswerthe Beobachtungen mitgetheilt. Bringt man, nach BERNARD, den Oesophagus eines Frosches unter eine Glocke, unter welcher ein mit Aether getränkter Schwamm liegt, so sieht man bald die Bewegung vollständig aufhören, nach dem Abheben der Glocke aber sogleich wieder beginnen. BERNARD bestätigt den wiederbelebenden Einfluss der Alkalien und fügt die interessante Thatsache bei, dass auch der durch Säuren herbeigeführte Stillstand durch Alkalien aufgehoben werden könne. Die Gase sollen gar keinen Einfluss ausüben, wovon man sich leicht überzeugen könne, wenn man nach einander den Oesophagus eines Frosches in den luftleeren Raum, in Kohlensäure, in Sauerstoff, in Stickstoff und in die andern Gase bringe: die Flimmerbewegung bestehe darin genau so fort wie in atmosphärischer Luft.

Ueber den Einfluss der Elektricität wurden im Jahre 1865 neue Untersuchungen durch KISTIAKOWSKY[2]) im Grazer physiologischen Laboratorium angestellt. Derselbe mass die Stärke der Flimmerbewegung,

1) CLAUDE BERNARD, Leçons sur les propriétés des tissus vivants. Paris 1866. p. 146.

2) KISTIAKOWSKY, Ueber die Wirkung des constanten und Inductionsstromes auf die Flimmerbewegung. In: Wiener Sitzungsber. Bd. LI. 1865. pag. 263—279.

indem er die Geschwindigkeit eines durch die Bewegung der Härchen über die Rachenschleimhaut des Frosches geführten Signals bestimmte. Das Signal bestand aus einem kleinen an einem Coconfaden hangenden Siegellacktropfen. Die Geschwindigkeit der Bewegung des Signals ward durch die Schläge eines Pendels gemessen. Die mit Humor aqueus eben bedeckte Rachenschleimhaut wurde in einem flachen viereckigen Glastroge der Länge nach ausgespannt zwischen zwei oben und unten durch Blasenstücke geschlossenen und mit Hühnereiweiss gefüllten Glasröhren. Diese tauchten mit ihren unteren Enden in mit Zinkvitriol gefüllte Gefässe, aus welchen Elektroden von amalgamirtem Zink zur Kette führten. Bei Anwendung eines constanten Stromes von 6 Chromsäure-Kohle-Elementen erhielt nun Kistiakowsky folgende Resultate. Bei geschlossener Kette bewegte sich das Signal schneller als bei geöffneter, zuweilen um das Zwei- bis Dreifache. Nach Oeffnung des Stromes zeigte sich eine allmählich verschwindende Nachwirkung: die Geschwindigkeit des Signals nahm allmählich wieder ab, so dass nach einigen Minuten die anfängliche Schnelligkeit ungefähr wieder erreicht war. In den meisten Fällen verminderte sich die Schnelligkeit des Signals allmählich in den späteren an ein und derselben Membran angestellten Versuchen (»Ermüdung« Kistiakowsky). Ein Einfluss der Stromesrichtung war nicht wahrzunehmen. »Dagegen zeigte es sich in »Versuchen, die, unmittelbar auf einander folgend, mit derselben Stro- »mesrichtung angestellt wurden, dass die anfängliche Beschleunigung »allmählich abnimmt; wird dann umgelegt, so tritt manchmal eine »neue Beschleunigung ein, die wieder allmählich abnimmt, ein neues »Wenden des Stromes beschleunigt dann wieder u. s. f.« Doch soll die Beschleunigung beim Umlegen des Stromes oft sehr gering sein, oft auch ganz fehlen. — Der Einfluss von Inductionsschlägen eines du Bois'schen Schlittenapparates (ohne Helmholtz'sche Abänderung) bestand ebenfalls in Beschleunigung der Bewegung des Signals; in den angeführten Versuchen erreichte die Schnelligkeit der Bewegung während des Einflusses der Inductionsströme zuweilen die dreifache, ja fünffache Höhe. Eine deutliche Nachwirkung war vorhanden. — Für die Beobachtung des Einflusses elektrischer Ströme unter dem Mikroskop giebt Kistiakowsky einen Objectträger mit unpolarisirbaren Elektroden an und erwähnt, dass es auch hier gelinge, »eine sichtliche und »nicht zu verkennende Beschleunigung an Präparaten, deren selbstän- »dige Bewegung sich nach längerem Liegen in Humor aqueus bedeu- »tend verlangsamt hat«, wahrzunehmen. — Kistiakowsky zieht aus diesen Beobachtungen den Schluss, dass der constante wie der Inductionsstrom eben so wie die Wärme und wie Kali und Natron erre-

gend auf die Flimmerbewegung wirken. Ob dieser Einfluss der Elektricität nicht vielleicht auf Erwärmung des einen starken Widerstand bietenden Präparates zu setzen sei, wird nicht in Erwägung gezogen.

Die nächste auf unseren Gegenstand bezügliche Arbeit ward von M. Roth geliefert. Nachdem derselbe in einer kurzen Mittheilung[1]) darauf aufmerksam gemacht hatte, dass alle »protoplasmaartigen Bewegungserscheinungen« (Protoplasma-, Flimmer-, und Spermabewegung) in schwach alkalischen, niemals in sauren Flüssigkeiten stattfinden, wendet er sich in einem zweiten Artikel[2]) der Flimmerbewegung speciell zu. Er beobachtete vorzugsweise Flimmerzellen aus den Eileitern von Fröschen und von den Kiemen von Anodonta. Letztere wurden in Wasser, erstere in Iodserum, Kochsalz von 0,5 % oder phosphorsaurem Natron von 2 % bis 2,5 % untersucht. Roth bestätigte den beschleunigenden Einfluss der Wärme. Er findet die obere Temperaturgrenze für die Bewegung der Flimmerzellen des Frosches bei 44° bis 45° C. Nur kurze Zeit auf diese Temperatur erwärmt, können die Flimmerzellen beim Abkühlen wieder erwachen; bei längerer Einwirkung tritt Tod ein. Dieser erfolgt meist erst bei 48°, »unter ungünstigen Bedingungen« aber schon früher. Aehnliches gilt für die Flimmerzellen von Anodonta und vom Kaninchen. — Die Erfahrungen von Purkinje und Valentin, über den Einfluss niederer Temperaturgrade, werden bestätigt. Bei Zellen von Anodonta konnte die Bewegung noch nach kurz dauernder Abkühlung auf —3° bis —4° C. wieder erweckt werden. »Bei — 6° C. war immer Tod eingetreten.« — Roth fand ferner, dass durch Aenderung der Concentration des Mediums eine zur Ruhe gekommene Bewegung wieder hergestellt werden könne. War die Flimmerung (beim Frosch) durch Kochsalz von 1 % abgeschwächt, so erschien sie beim Verdrängen mit Kochsalz von 0,5 % wieder in der alten Lebhaftigkeit. Nachdem Roth noch den günstigen Einfluss der Alkalien, den schädlichen der Säuren und Metallsalze bestätigt hat, gedenkt er schliesslich noch der Wirkung mechanischer Reize. Er konnte die stillstehende Bewegung durch Klopfen auf das Deckgläschen, durch mehrmaliges Lüften desselben, am besten aber durch einen Flüssigkeitsstrom (von derselben Concentration) wieder erwecken, den er unter dem Deckglase durchgehen liess. Diese Versuche reichen für Roth aus, eine »mechanische Reizbarkeit« der Flimmerhaare zu beweisen.

1) Roth, Ueber die Reactionen der Gewebe mit protoplasmaartigen Bewegungserscheinungen. Virchow's Arch. Bd. XXXVI. 1866, p. 145—147.

2) Roth, Ueber einige Beziehungen des Flimmerepithels zum contractilen Protoplasma. Ib. Bd. XXXVII. pag. 184—195.

Fast gleichzeitig mit der ROTH'schen Arbeit erschien ein Aufsatz von KÜHNE[1]), in welchem der wichtige Nachweis geliefert wurde, dass die Flimmerzellen zu ihrer Thätigkeit Sauerstoff bedürfen. Verdrängte KÜHNE, der an Flimmerzellen von Anodonta experimentirte, die atmosphärische Luft in der feuchten Kammer durch reinen Wasserstoff, so hörte die Bewegung nach einiger Zeit auf, um, bei Zumischung schon äusserst geringer Sauerstoffmengen, sofort wieder zu beginnen. KÜHNE überzeugte sich mittelst des Spectroskops bei Flimmerzellen, die in Hämoglobinlösung lagen, dass der Stillstand erst dann eintrat, wenn aller Sauerstoff verschwunden war. Auf demselben Wege überzeugte er sich, dass die Flimmerzellen der Muschel nicht bloss der Luft, sondern auch dem Oxyhämoglobin den Sauerstoff entziehen können. — Kohlensäure bewirkte, selbst wenn sie in nur sehr kleinen Mengen einem sauerstoffhaltigen Gasgemisch beigemengt war, sofort Stillstand, der durch reine atmosphärische Luft aufgehoben werden konnte. Brachte KÜHNE die Bewegung durch Dämpfe von kohlensaurem Ammoniak zur Ruhe, so konnte er sie durch Essigsäuredämpfe wieder erwecken und umgekehrt den Säurestillstand durch Ammoniak aufheben. Merkwürdigerweise gelang es ihm aber nie, einen Ammoniakstillstand durch Kohlensäure zu beseitigen, woraus er auf eine specifisch schädliche Wirkung der Kohlensäure schliesst. Von Kohlenoxyd sah KÜHNE keine Wirkung.

Eine kurze Erwähnung verdient die Beobachtung von HUIZINGA[2]), dass Ozon erst beschleunigend, dann hemmend auf die Flimmerbewegung von Opalina ranarum wirke; ferner die vor Kurzem erschienene Arbeit von A. STUART[3]), worin in Bezug auf Temperatur die Erfahrungen von PURKINJE und VALENTIN, und von CALLIBURCÈS, in Bezug auf Elektricität die von KISTIAKOWSKY, ebenso der von VIRCHOW entdeckte Einfluss der Alkalien, die schädliche Wirkung der Säuren, endlich der schon von PURKINJE und VALENTIN und unlängst von ROTH beobachtete Einfluss verschieden concentrirter Lösungen von chemisch indifferenten Substanzen bestätigt werden.

Meine eigenen Versuche wurden Ende März 1867 begonnen. Ein Theil der Resultate, zu welchen ich bis Mitte Juni gelangt war, findet

1) W. KÜHNE, Ueber den Einfluss der Gase auf die Flimmerbewegung. Arch. f. mikr. Anat. 1866. II, p. 372—378.

2) HUIZINGA, Chemisch-biologische Notizen über Ozon. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1867. pag. 323.

3) ALEX. STUART, Ueber die Flimmerbewegung. Diss. inaug. Dorpat 1867. — S. a. Ztschr. f. rat. Med. 1867.

sich publicirt in einer vorläufigen Mittheilung [1]) und ausführlich im Archiv von Donders und Koster [2]). Die Versuche waren meist an Flimmerzellen der Rachenschleimhaut vom Frosch angestellt und ich bediente mich bei vielen derselben einer feuchten Kammer eigener Construction, welche das Durchleiten von Gasen, elektrische Reizung mit unpolarisirbaren Elektroden, und die Anwendung auf dem heizbaren Objecttisch gestattete. Die Hauptergebnisse waren folgende. In Wasserstoff erlischt die Bewegung. Der Wasserstoffstillstand kann durch Sauerstoff aber auch ohne Sauerstoffzutritt durch Säuren und Alkalien aufgehoben werden, falls er nicht zu lange Zeit bestanden hat. — Reiner Sauerstoff beschleunigt im Allgemeinen die Bewegungen. — Die verschiedensten Säuren, wie Kohlensäure, Milchsäure, Essigsäure, Salzsäure, Schwefelsäure, erwecken die in atmosphärischer Luft oder reinem Sauerstoff in sogenannten indifferenten Flüssigkeiten erloschene Bewegung wieder, und bewirken erst nach längerer Einwirkung Stillstand unter Trübung der Zellen. Der Kohlensäurestillstand kann durch einen Strom Luft, Sauerstoff oder Wasserstoff, der durch andere Säuren herbeigeführte Stillstand aber in der Regel nur durch Alkalien aufgehoben werden. Ammoniak, Kali und Natron erwecken die in Sauerstoff, unter Umständen auch die in Wasserstoff erloschene Bewegung ohne vorherigen Sauerstoffzutritt. Im Ueberschuss bewirken sie Stillstand, welchen Säuren — auch Kohlensäure — beseitigen können. — Durch Temperaturerhöhung kann die in Luft, Sauerstoff, für kurze Zeit oft auch die in Wasserstoff zur Ruhe gekommene Flimmerung wieder angefacht werden. — Die Bewegungen der Spermatozöen des Frosches verhalten sich unter dem Einfluss der hier genannten Agentien im Wesentlichen ebenso wie die Flimmerbewegung. — Zugleich wurden einige Beobachtungen über Richtung, Frequenz und Form der Bewegungen der Flimmerhaare mitgetheilt. Die Thatsache, dass die Flimmerhaare nach einer Richtung — vorwärts — schneller als nach der entgegengesetzten schlagen, wurde erklärt durch den Nachweis besonderer elastischer Kräfte, welche an der Basis jedes Flimmerhaars wirken, das Haar in vorwärts geneigter Lage zu halten bestreben, sich der Rückwärtsbewegung des Haars widersetzen. Endlich wurde, zur Erklärung der »unter gewöhnlichen Bedingungen« nach Entfernung aus dem Organismus eintretenden Starre der Flimmerhaare, die An-

---

1) Ueber die Flimmerbewegung. — Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1867. Nr. 42.

2) Over de trilbeweging. — Nederl. Archief voor Genees-en Natuurkunde. Deel III. 1867. p. 304—356. M. 1 Plaat.

nahme herbeigezogen, dass diese Starre auf Bildung eines Gerinnsels (etwa Myosin) in der contractilen Substanz des Haares beruhe, und die Vermuthung ausgesprochen, dass die belebende Wirkung der Säuren und Alkalien möglicherweise der Verflüssigung dieses Gerinnsels zuzuschreiben sei. — Im October vorigen Jahres nahm ich die Versuche wieder auf und untersuchte zunächst den Einfluss von Wasser, von verschieden concentrirten Salzlösungen, von Aether, Alkohol, Schwefelkohlenstoff, Chloroform und von verschiedenen Giften. Eine kurze Notiz[1] hierüber würde durch Professor DONDERS der k. Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam mitgetheilt.

Inzwischen ist noch eine unseren Gegenstand betreffende Arbeit von HUIZINGA[2]) erschienen. Derselbe stellte seine Versuche an Opalina Ranarum an. Dabei fand er die Angaben von KÜHNE und mir über Säure- und Alkalistillstand bestätigt; unter dem Einfluss von Chloroform, Aether- und Schwefelkohlenstoffdämpfen sah er die Bewegungen erlöschen, bei Aether zuweilen erst nach 20 Minuten. Bei einmal durch Aether oder Chloroform bewegungslos gewordenen Opalinen erwachte nach Zufuhr reiner Luft die Bewegung nicht wieder. Beim Schwefelkohlenstoff gelang diess vorübergehend. Schweflige Säure tödtete schon in äusserst kleinen Mengen, und weder Luft noch Ammoniak konnten diese Wirkung aufheben. In Schwefelwasserstoff lebten viele Opalinen noch nach 5 Minuten. Chlor, Ozon und salpetrige Säure bewirkten schnell Stillstand, den weder Luft noch Ammoniak beseitigten.

---

1) Trilhaar-en protoplasmabeweging onder d. invloed v. verschill. agentia. — Process verbaal d. k. Akad. v. wetensch. — Vergadering 30 November 1867.

2) HUIZINGA, Ueber die Einwirkung einiger Gase auf Flimmer-, Blut-, und Eiterzellen. — Centralbl. f. d. med. Wiss. 25. Jan. 1868.

Beschreibung einer Gaskammer für mikroskopische Untersuchungen.

Bei den meisten der folgenden Versuche brauchte ich einen Apparat, der die Einwirkung von Gasen auf das im Gesichtsfeld des Mikroskops befindliche Object zu beobachten gestattete. Hierzu liess ich eine Gaskammer verfertigen, die so eingerichtet ist, dass sie sowohl allein, als in Verbindung mit dem heizbaren Objecttisch von Max Schultze gebraucht werden kann, und zu gleicher Zeit die Anwendung der elektrischen Reizung in verschiedenen Gasen erlaubt. Es können dabei die stärksten Objectivsysteme angewendet werden, und weil der Apparat klein ist, kann man ihn ohne Weiteres bei jedem Mikroskop gebrauchen. Seine Dauerhaftigkeit und die Bequemlichkeit mit der er sich handhaben lässt, möchten ihn vor ähnlichen, früher beschriebenen Apparaten empfehlen. Man kann ihn vom Mechanikus Herrn Olland in Utrecht beziehen.

Die Gaskammer (s. Tafel VI. Fig. 1—3) besteht aus einen Kästchen von 80 Mm. Länge, 42 mm. Breite und 6 Mm. Höhe. Die Seitenwände sind von Messing; den Boden bildet eine mittelst eines schwer schmelzbaren Kittes luftdicht eingekittete Glastafel (*f*) von 1 Mm. Dicke, 80 Mm. Länge und 36 Mm. Breite. Der Deckel des Kästchens (*aa*) ruht auf einem 1 Mm. tiefen stufenartigen Ausschnitt der Seitenwände und ist abhebbar. Beim Gebrauche wird dieser Ausschnitt der Gaskammer, in welchen der Deckel eingelegt wird, oder die Ränder des Deckels selbst mit etwas Fett bestrichen, und der Deckel fest aufgedrückt. Diess reicht bei weitaus den meisten Versuchen zu einem völlig luftdichten Verschluss hin. Nur wenn der Druck im Innern des Gaskammer auf eine bedeutende Höhe steigen sollte, kommt es vor, dass die blosse Adhäsion nicht mehr genügt, und der Deckel dann von Innen gelüftet wird. In diesen Fällen kann man den Deckel durch eine oder zwei Messingklammern (*cc* Figg. 1, 2, 3) in angepresster Lage fixiren.

Für gewöhnlich dient ein Messingdeckel von 76,5 Mm. Länge,

36 Mm. Breite und 1 Mm. Dicke, der in seiner Mitte ein Loch (*b* Fig. 1 u. 2), von etwa 15 Mm. Durchmesser hat. Diese Oeffnung wird verschlossen durch ein auf der innern Seite des Deckels, mittelst irgend eines in Wasser unlöslichen Kittes befestigtes Deckglas von beliebiger Dünne. Die Ränder der Oeffnung sind nach unten keilförmig zugeschärft, so dass die Oeffnung auf der äusseren Seite einige Millimeter weiter ist (etwa 17 Mm. im Ganzen) als auf der inneren Seite. Diese Einrichtung gewährt den Vortheil, dass man mit breitgefassten, starken Objectivsystemen das Präparat in grösserer, namentlich seitlicher Ausdehnung untersuchen kann als es bei einer cylindrischen Form des Loches möglich sein würde. — Das Object kommt in einem Tropfen Flüssigkeit auf die Seite des Deckgläschens, welche beim Auflegen des Deckels dem Inneren der Gaskammer zugekehrt wird. Der Deckel lässt sich, wie man schon aus der Beschreibung sieht, ganz wie ein gewöhnlicher Objectträger handhaben. Man vermeidet hierbei den Uebelstand, welcher die neuerdings von Böttcher, Stricker, Huizinga angegebenen Apparate kennzeichnet, dass nämlich das Deckglas selbst, auf welchem das Präparat liegt, auf den mit Fett bestrichenen Rand aufgedrückt wird. — Der verticale Abstand des Objects von der Oberfläche des Objecttisches beträgt im Mittel nur etwa 4 Mm. Die Helligkeit des Gesichtsfeldes nimmt hierbei so wenig ab, dass bei nur einigermassen erträglichem Himmel, selbst bei Immersionslinsen wie Nr. 10 von Hartnack noch ziemlich enge Diaphragmen im Objecttisch benutzt werden können. — Will man die Gaskammer auf dem heizbaren Objecttisch von Schultze benutzen, welcher nur ein dünnes Strahlenbündel durchlässt, so kann es bei ungünstigem Himmel wünschenswerth werden, das Object in eine grössere Nähe zum Spiegel zu bringen. Man kann dann einen gläsernen Deckel von denselben Dimensionen wie der erstere, aber mit weiterer Oeffnung, benutzen, auf dessen innere Seite ein etwa 2 Mm. hoher, unten durch das Deckglas verschlossener Glasring aufgekittet ist. Dann befindet sich das Object nur etwa 2 Mm. über der Oberfläche des Objecttisches. Wenn man mit schwächerer Vergrösserung untersuchen will, kann man den Tropfen mit dem Object auch unmittelbar auf die Glasplatte bringen, welche den Boden der Gaskammer bildet. Auch könnte man, obschon weniger praktisch, Glasring und Deckglas weglassen, am Tubus des Mikroskops eine feuchte Kammer der Recklinghausen'schen Construction anbringen und diese aussen auf den Deckel der Gaskammer aufsetzen. Das Object würde dann auf den Boden der Gaskammer kommen. In diesem Falle befände sich das Objectivsystem in einem mit der Gaskammer communicirenden Raum. Es kann durch die Oeffnung im Deckel beliebig weit

in die Gaskammer hinabgesenkt werden. Der grössere Durchmesser der Oeffnung im Deckel erlaubt selbst bei tiefem Stand des Objectivs genügende seitliche Excursionen. Für Objectivsysteme, deren Fassung nicht allzubreit ist, reicht ein Durchmesser der Oeffnung von 20 Mm. aus. Auf die Zuverlässigkeit der Thermometerangaben bei Anwendung der Gaskammer auf dem heizbaren Objecttisch kommen wir später zurück.

Um in der Gaskammer elektrisch zu reizen, kann man sich eines gläsernen Deckels (Fig. 4 u. 5) von den oben angegebenen Dimensionen bedienen, welcher in der Mitte eine oben 17, unten 15 Mm. weite, unten durch ein Deckglas verschlossene Oeffnung besitzt. Unweit dieser Oeffnung findet sich zu beiden Seiten je eine kleine cylindrische Durchbohrung im Deckel, durch welche die Elektroden in's Innere der Kammer gelangen. Auf die Einrichtung der Elektroden komme ich bei Besprechung des Einflusses elektrischer Reizung zurück. — Das Object befindet sich auch hier in einem an der Unterseite des Deckgläschens hängenden Tropfen. Reizt man auf dem heizbaren Objecttisch, so benutzt man, falls die Beleuchtung nicht günstig genug sein sollte, besser einen Glasdeckel mit weiterer Oeffnung, und kann, wie oben, entweder das Deckglas durch Vermittlung eines Glasringes herabrücken, oder man setzt eine Recklinghausen'sche Kammer auf und bringt das Object und die Elektroden auf den Boden der Gaskammer.

Um die Gase in den Apparat ein- und auszuführen, ist in der Mitte von jeder der zwei kürzeren Seitenwände eine Messingröhre von 4 Mm. Dicke und 2 Mm. Lumen eingeschraubt, über welche der Kautschukschlauch gezogen wird. Bei Anwendung auf Schultze's heizbarem Objecttisch ist es, der Erhitzung der Kautschukschläuche halber, nöthig, dass die Enden dieser Röhren über die Ränder des Tisches herausragen. Eine Länge von 36 Mm. ist hierzu ausreichend. — Wie man sieht, kann die Gaskammer auch als gewöhnliche feuchte Kammer benutzt werden. Sollten die langen Ansatzröhren beim gewöhnlichen Gebrauche unbequem werden, so schraubt man sie ab und verschliesst die Oeffnungen mit nassen Papierpfröpfen u. dgl., oder schraubt kurze Röhrchen an. Man hat hier den Vortheil vor der Recklinghausen'schen Kammer, dass Mikroskop und Object sich nicht in fester Verbindung mit einander befinden.

Untersuchung.

Bei der mikroskopischen Beobachtung der Schwingungen von Flimmerhaaren hat man vor Allem auf Form und Geschwindigkeit der Bewegungen zu achten. Aendert sich die Bewegung, so hätte man jedesmal zu untersuchen, ob und wie sich jeder Einzelne dieser Factoren ändere. Ehe wir jedoch diese Aenderungen betrachten, mögen der Flimmerbewegung, so wie sie unter normalen Verhältnissen von Statten geht, einige Worte gewidmet werden. Wir haben hierbei nur flimmernde Epithelzellen im Auge, besonders die der Rachenschleimhaut des Frosches, nehmen also keine Rücksicht auf unter dem Einfluss des »Willens« stehende Wimpern, welche z. B. bei den Infusorien in so grosser Verbreitung vorkommen.

Die normalen Schwingungen der Flimmerhaare erfolgen in einer senkrecht auf der Oberfläche der Zelle stehenden Ebene. Davon überzeugt man sich leicht — z. B. an den Fühlern lebender Süsswasserschnecken, an den Kiemen von Muscheln, an quer herausgeschnittenen Streifen der Rachenschleimhaut vom Frosch — wenn man in der Richtung dieser Schwingungsebene auf die Zellen sieht. Blickt man tangential zur Oberfläche der Zelle in der Schwingungsebene, so erkennt man, dass diese Letztere genau senkrecht auf der Oberfläche der Zelle steht. Blickt man vertical von oben auf die Zelle, so scheint sich jeder Punct eines Haares in einer geraden Linie hin und her zu bewegen. Zugleich bemerkt man, dass benachbarte Flimmerhaare in parallelen Richtungen schwingen. Diese Richtungen sind constant und, wie sich schon aus den gröberen mechanischen Wirkungen der Flimmerthätigkeit auf thierische Oberflächen leicht ergiebt, im Allgemeinen der Längsaxe des betreffenden Organs (Mund- und Rachenhöhle, Oesophagus, Luftwege, Tuben etc.) parallel.

Zur Untersuchung des Verlaufs der Bewegung innerhalb der Schwingungsebene, zur Ermittelung der verschiedenen Lagen, welche das Haar während eines Hin- und Hergangs nacheinander annimmt, ist es nöthig, senkrecht zur Schwingungsebene auf die Flimmerzellen zu blicken; man muss also die Zellen so lagern, dass die Schwingungs-

ebene der Oberfläche des Objecttisches parallel ist. Diess erreicht man z. B. bei thierischen Schleimhäuten, wie der Rachenschleimhaut des Frosches leicht, wenn man schmale Längsstreifen der Haut genau in der Richtung der Bewegung herausschneidet. Dann hat die Schwingungsebene von selbst die gewünschte Lage.

Valentin[1]), dessen Angaben in die Lehrbücher der Physiologie übergegangen sind, unterscheidet nun vier Typen der Bewegung: die hakenförmige, die trichterförmige, die schwankende (pendelförmige) und die wellenförmige Bewegung. Von diesen soll die hakenförmige bei weitem die häufigste sein (bei allen Wirbelthieren, Gastropoden, Muscheln etc.). Die schwankende Bewegung soll sich nur finden, wo die Flimmerbewegung schwächer wird und auch dann nur ausnahmsweise. Gleichfalls ausnahmsweise und nur wenn das Phänomen im Erlöschen begriffen war, glauben Purkinje und Valentin die wellenförmige Bewegung bei einzelnen Wirbelthieren bei ihren ersten Untersuchungen gesehen zu haben. Später ist sie Valentin nicht mehr vorgekommen. Die trichterförmige Bewegung soll bei den »mehr rundlichen Haaren« nicht selten wahrgenommen werden. — Die Annahme, dass die hakenförmige Bewegung die normale Form sei, setzt voraus, dass das Flimmerhaar im normalen Zustand nur auf bestimmten Strecken seiner Länge activ beweglich sei. In den häufigsten Fällen hakenförmiger Bewegung würde ein der Basis anliegendes Stück des Haars active Beweglichkeit besitzen, der übrige Theil bis zur Spitze aber steif, nur passiv beweglich sein. Das passiv bewegliche Spitzenstück kann

1) R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. I. pag. 502. 1842. — Hier heisst es: »Die Bewegungsart der Wimpern .... kann auf folgende vier Typen reducirt werden: 1) die hakenförmige Bewegung (motus uncinatus). Hier macht jedes einzelne Haar Bewegungen gleich einem Finger, welcher abwechselnd gebeugt und gestreckt wird. Bei kürzeren Haaren oder Läppchen zeigt sich bei dieser Bewegungsweise nur eine einfache Entwicklung, bei längeren dagegen, z. B. an denen der Kiemen von Anodonta bisweilen auch eine doppelte, ganz wie bei einem mit drei Phalangen versehenen Finger. Die Realisation dieser Bewegung scheint nur denkbar, indem wir uns eine contractile, in dem Haare gelegene Substanz, oder indem wir eine analoge Einrichtung, wie durch Fingersehnen realisirt wird, uns vorstellen. 2) Die trichterförmige Bewegung (motus infundibuliformis). Hier dreht sich das Haar um seine Basis als den Mittelpunct und beschreibt mit der Spitze einen vollständigen Kreis, so dass es im Ganzen eine Kegeloberfläche bei jeder einmaligen Drehung durchläuft. 3) Die schwankende Bewegung (motus vacillans). Hier schwankt das Haar nur mehr pendelartig von einer Seite zur andern. Endlich 4) die wellenförmige Bewegung (motus undulatus). Hier schlängelt sich das Haar, ungefähr wie ein im Wasser schwimmender Vibrio oder wie der Faden eines Spermatozoon.«

nun aber, wie die Beobachtung zeigt, selbst bei Wimpern benachbarter Zellen sehr verschieden lang sein. Zuweilen ist nur die äusserste Spitze, zuweilen das Haar fast in seiner ganzen Länge steif. Es kommen nach VALENTIN auch Fälle vor, in denen ein Haar doppelte Hakenbiegung zeigt, etwa wie bei einem mit drei Phalangen versehenen Finger. Hier würde man von der Basis des Fingers ausgehend erst ein bewegliches, dann ein steifes, dann wieder ein bewegliches und nach diesem wieder ein steifes Stück haben[1]).

Alles diess beobachtet man aber an Wimpern, die sich nicht mehr unter normalen Bedingungen befinden. Nimmt man an, dass alle Flimmerhaare von ein und derselben Localität in allen wesentlichen Puncten gleichgebaut seien, gegen welche Annahme wol Niemand etwas Stichhaltiges wird einwenden können, so muss man aus obigen Thatsachen schliessen, dass unter normalen Verhältnissen jedes Flimmerhaar an allen Stellen seiner Länge active Beweglichkeit besitzt, dass aber unter noch näher zu ermittelnden Einflüssen bald die eine bald die andere, bald eine kürzere bald eine längere Strecke eines Haares diese active Beweglichkeit verliert, starr wird. Diess zugegeben darf man auch behaupten, dass unter normalen Verhältnissen auf allen Strecken der Haarlänge wirklich eine active Bewegung stattfinde und es fragt sich nur, ob diese Bewegung auf allen Stellen der Länge gleichzeitig, oder ob sie an verschiedenen Stellen zu verschiedenen Zeiten und dann in welcher Reihenfolge sie stattfinde. — Die Beobachtung entscheidet für ein wellenförmiges Fortschreiten der Bewegung von der Basis des Haars nach der Spitze zu. Man sieht diess oft genug an Flimmerhaaren von Wirbelthieren oder Mollusken, wenn die Schwingungen langsamer werden; insbesondere wenn die Verlangsamung in sehr verdünnten Lösungen kaustischer Alkalien stattfindet. Dasselbe gilt von Samenfäden, z. B. des Frosches, die sich in Samenflüssigkeit bewegen. Dasselbe habe ich oft beobachtet an Flimmerzellen vom Frosch, wenn sie durch Kohlensäure oder andere Säuren aus dem Wasserstoffstillstande erweckt wurden. Es begann dann die erste Bewegung — die Rückwärtsbeugung des Haars — mit einer bogenförmigen Krümmung desselben an der Basis, welche wie eine Welle an einem Seil nach der Spitze zu fortlief. Aus der Form der Krümmungen, welche hierbei das ganze Flimmerhaar nacheinander annahm, liess sich schliessen, dass der Bewegungsvorgang ungefähr in dem Momente die Spitze des Haars erreicht hatte, wo ein an der Basis gelegener Punct

1) Aehnliches sieht man bekanntlich bei Samenfäden, wo oft nur ein Spitzenstück oder nur der Basaltheil des Fadens schwingt.

zum ersten Male wieder in seiner Gleichgewichtslage angekommen war. Die Länge des Haars war also ungefähr gleich der halben Wellenlänge. In dem Moment, wo die Welle an der Spitze ankommt, beginnt sich das Haar an der Basis von Neuem bogenförmig zu krümmen und zwar nach der entgegengesetzten Seite als vorher, also mit der Concavität nach vorn. Auch diese Krümmung schreitet wie eine Welle, deren Länge etwa der doppelten Länge des Haares gleich ist, nach der Spitze zu fort, jedoch, wie die Beobachtung lehrt, mit grösserer mittlerer Geschwindigkeit als die erste [1]. Somit setzt sich jede vollständige Schwingung eines Flimmerhaares aus zwei halben Schwingungen zusammen, deren erste eine längere Dauer besitzt als die zweite.

Die beschriebenen Krümmungen des Haares können nur zu Stande kommen, indem das Haar sich abwechselnd in der einen und in der andern Längshälfte verkürzt und wieder streckt, und zwar muss der Vorgang der Verkürzung bei Rückwärtsbeugung des Haares sich in der hinteren, bei Vorwärtsbeugung sich in der vorderen Längshälfte des Haares von Querschnitt zu Querschnitt von der Basis bis zur Spitze wellenförmig fortpflanzen.

Durch directe Beobachtung kann man sich wegen der grossen Schnelligkeit der Bewegungen nicht davon überzeugen, dass die wellenförmige Bewegung die normale sei. Doch ist sie bei verlangsamter Flimmerthätigkeit, wie schon erwähnt, oft wahrzunehmen. Die anderen Formen der Bewegung, wie die hakenförmige, die pendelnde, die trichterförmige, entstehen aus der Wellenform dadurch, dass das Haar an gewissen Stellen steif, starr wird, seine active Beweglichkeit verliert. Welche Theile des Haares bei jeder einzelnen der genannten Formen steif sind lässt sich leicht schliessen und bedarf keiner näheren Erwähnung. Ebensowenig die Thatsache, dass auch viele Uebergänge zwischen den genannten Formen der Bewegung vorkommen.

Es fragt sich nun, warum alle Flimmerhaare gerade nach der einen Richtung normal mit grösserer Geschwindigkeit schwingen, als nach der entgegengesetzten; warum die Rückwärtsbeugung langsamer als die Vorwärtsbeugung geschieht? Hierüber vermag die Untersuchung matt schlagender oder bereits ruhender Wimpern einigen Aufschluss zu geben. Man schneide aus einer flimmernden Schleim-

---

1) Nimmt man an, ein im Maximum der Bewegung befindliches Flimmerhaar von 0,01 Mm. Länge mache 12 ganze Schwingungen in der Secunde, so ergiebt sich daraus für die mittlere Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Bewegungsvorgangs im Flimmerhaar der Werth von 0,24 Mm. in der Secunde. Dieser Werth kann beim Erlahmen der Bewegung durch alle Zwischenwerthe bis auf 0,005 Mm. und tiefer herabsinken.

haut, z. B. des Oesophagus vom Frosch einen schmalen Längsstreifen heraus, bringe ihn in Kochsalzlösung von 1% in die feuchte Kammer und warte bis die Bewegung nachlässt. Nach kurzer Zeit, oft schon unmittelbar nach Anfertigung des Präparats, findet man beim Untersuchen des flimmernden Randes unter dem Mikroskop Zellenreihen, deren Wimpern theils nur noch langsame und kleine Schwingungen ausführen, theils schon zu schlagen aufgehört haben. Betrachtet man die noch in mässiger Bewegung befindlichen Wimpern bei stärkerer Vergrösserung, so erkennt man, dass in weitaus den meisten Fällen die Haare fast in der ganzen Länge steif sind, nur passiv bewegt werden, und nur ihre Basalstücke sich verkürzen und strecken. Die Excursionsweite der Schwingungen ist hierbei mehr oder minder beträchtlich verringert, in der Regel bei allen Haaren derselben Zelle gleichmässig. Während eine in lebhafter Bewegung befindliche Wimper, als Radius gedacht, einen Kreisausschnitt von 90° bestreichen kann, misst hier beispielsweise die Schwingungsweite nur noch 20°. Sogleich fällt auf, dass alle Haare nach einer Seite geneigt sind und nur in dem auf dieser Seite gelegenen Quadranten ihre Schwingungen ausführen. Sie vermögen sich nicht mehr vertikal aufzurichten, oder gar in den anderen Quadranten hinüberzuschwingen. Sie oscilliren um eine schiefe Gleichgewichtslage. Diese ist, wie die Beobachtung zeigt, nach der Seite geneigt, nach welcher die Strömung gerichtet ist.

Betrachtet man nun die bereits völlig zur Ruhe gekommenen Wimpern, so fällt auch hier sofort auf, dass dieselben nicht vertikal gerade gestreckt dastehen, sondern alle nach einer und derselben Seite geneigt sind, und zwar ergiebt sich auch hier, dass die Spitzen der Haare nach der Seite zu geneigt sind, wohin während des Lebens die Strömung auf der flimmernden Oberfläche gerichtet ist. Auf der Mundschleimhaut vom Frosch sind also beispielsweise alle ruhenden Wimpern schief nach der Seite des Oesophagus zugeneigt. Die Abweichung des Flimmerhaares von der Vertikalen kann über 35° betragen. Meist fand ich 25—30°. Es ist bei diesen Messungen natürlich nothwendig, dass die Schwingungsebene der Haare senkrecht zur Axe des Mikroskops gelagert sei. — Man beobachtet dieselbe schiefe Lagerung bei den verschiedensten Formen der Flimmerruhe, z. B. bei Wimpern, welche in einer Wasserstoff- oder Kohlensäureatmosphäre zur Ruhe gebracht worden sind. An einen Tetanus ist also nicht zu denken.

Durch mechanische Mittel, z. B. mit Hülfe eines mikroskopisch fein zugespitzten Glasstäbchens kann man die schief stehenden Wimpern unter dem Mikroskop aufrichten und rückwärts umbeugen. Sowie man loslässt, fahren sie in ihre erste schiefe Stellung zurück. Offenbar

sind also elastische Kräfte thätig, welche die Haare in schräger Stellung festzuhalten streben; und zwar wirken diese Kräfte bei allen Haaren in gleichem Sinne, und in ungefähr gleicher Stärke. — Dass der Sitz dieser elastischen Kräfte an der Basis der Haare ist, ergiebt sich aus dem Umstande, dass die ruhenden Wimpern in ihrer schiefen Lage vollkommen gerade gestreckt und nicht etwa bogenförmig gekrümmt sind. Es kann also, mit Ausnahme an der Basis, kein merkliches Uebergewicht der elastischen Kräfte der einen Längshälfte des Haares über die der andern bestehen [1].

Die Beobachtung in »pendelnder« Bewegung begriffener Wimpern lehrt nun ferner, dass die an der Basis des Haares wirkenden elastischen Kräfte, und nicht etwa ein auf allen Puncten der Haarlänge vorhandener Unterschied in der Schnelligkeit des Verlaufs von Verkürzung und Streckung es ist, welcher verursacht, dass die Vorwärtsbeugung des Haares schneller als die Rückwärtsbeugung verläuft. Bei der pendelnden Bewegung, welche unter verschiedenen Umständen, jedoch im Ganzen selten, bei nachlassender Bewegung eintritt, ist nämlich das Basalstück starr, und nur ein kürzeres oder längeres Stück des Haares, von der Spitze an, beweglich. Hier verlaufen nun Rück- und Vorwärtsbeugung gleich schnell, wie man schon daraus folgern kann, dass an der Oberfläche der Zellen keine continuirliche Strömung, sondern nur ein schwaches Hin- und Her-Oscilliren der Flüssigkeit zu Stande kommt. Verkürzung und Streckung müssen also auf jedem einzelnen Puncte der Länge des Haares mit Ausnahme des Basalstücks unter sich gleich schnell verlaufen. — Beobachtet man dagegen die sogenannte hakenförmige Bewegung, welche die weitaus häufigste Form beim Nachlassen der Bewegungen und dadurch charakterisirt ist, dass nur das Basalstück noch activ beweglich, das Haar in seiner übrigen Länge aber steif ist, so findet man selbst bei langsamen Tempo und äusserst geringer Excursionsweite der Schwingungen (5°) die Flüssigkeit an der Oberfläche der Zellen stets in continuirlicher, immer gleich gerichteter Strömung begriffen. Die Strömung geht stets nach der Seite, wohin die Haare in der Ruhelage geneigt sind. — Nach alledem darf man nur in den an der Basis der Haare wirkenden elastischen Kräften die Ursache des Unterschieds suchen, welcher zwischen der Geschwindigkeit der Rückwärts- und der Vorwärtsbeugung der Haare besteht. Da nun die elastischen Kräfte bei allen Flimmerhaaren aller Zellen in glei-

1) Diess Letztere gilt jedoch nicht für Wimpern aller Localitäten, sondern zunächst nur für die der Schleimhäute von Wirbelthieren. Bei Mollusken sind die Wimpern in der Ruhelage häufig stark bogenförmig gekrümmt, mit der Concavität, oder, was nicht selten, sogar mit der Convexität nach vorn.

chem Sinne wirken, muss eine continuirliche Strömung der Flüssigkeit auf der flimmernden Oberfläche zu Stande kommen.

Ein anderer wichtiger Punct, der bei Untersuchung der Flimmerbewegung beachtet werden muss, ist die Geschwindigkeit der Bewegungen. Ich verstehe hierunter den Weg, oder den Flächenraum, den das ganze Flimmerhaar in der Zeiteinheit zurücklegt, also das Product aus Frequenz (Schwingungszahl) und Schwingungsweite. Diess ist offenbar das Maass für die Grösse der Bewegung; nicht aber die Schnelligkeit der Flüssigkeitsströmung an der Oberfläche der Zellen oder gar die Schnelligkeit des Tempo allein. Der bisherige Sprachgebrauch unterschied hier nicht scharf: man findet meist nur gesagt, dass die Bewegung schnell oder langsam gewesen sei, sich beschleunigt oder verzögert habe. Damit kann aber einmal — und ist es wol meist — die Schnelligkeit der durch die Wimperthätigkeit hervorgebrachten Strömung, zweitens aber die Schnelligkeit des Tempo, d. h. die Frequenz, und endlich die wahre Geschwindigkeit, in dem oben bezeichneten Sinne gemeint sein.

Dass die Schnelligkeit der durch die Wimperthätigkeit hervorgebrachten continuirlichen Flüssigkeitsströmung nicht ein Ausdruck für die Geschwindigkeit und Grösse der Flimmerbewegung ist, ergiebt sich aus der Ueberlegung, dass jede ganze Schwingung eines Flimmerhaares aus zwei halben Schwingungen von verschiedener Dauer und einander entgegengesetzter Richtung sich zusammensetzt. Die Grösse des Unterschieds zwischen den lebendigen Kräften dieser beiden halben Schwingungen ist es offenbar, von welcher die Geschwindigkeit der Strömung abhängt. Diese Grösse könnte aber, wie eine einfache Rechnung zeigt, gewaltige Veränderungen erleiden, während die Geschwindigkeit unverändert bleibt, oder sich sogar im entgegengesetzten Sinne ändert. Die Differenz der genannten lebendigen Kräfte muss z. B. grösser werden, wenn die erste halbe Schwingung des Haares (die Rückwärtsbeugung) um ebensoviel an Dauer zunimmt als die zweite halbe daran verliert. Und umgekehrt muss eine Abnahme der Differenz der lebendigen Kräfte eintreten, wenn die erste halbe Schwingung an Dauer ab, die zweite daran zunimmt. Hier könnte es kommen, dass der Unterschied der lebendigen Kräfte null wird. Letzterer Fall ist in der pendelnden Bewegung verwirklicht. — Aus diesen Gründen sind die oben beschriebenen Methoden von Calliburcès und Kistiakowsky, mit denen man nur für den Unterschied der genannten lebendigen Kräfte vergleichbare Maasse gewinnt, für die Bestimmung der Geschwindigkeit der Flimmerbewegung streng genommen unbrauchbar: der Zeiger auf

dem Zifferblatt des Apparates von Calliburcès, des Siegellacktropfen von Kistiakowsky werden bei der lebhaftesten pendelnden Bewegung der Flimmerhaare stillstehen. Nur in den Fällen, wo die Zu- oder Abnahme der Differenz der lebendigen Kräfte auf einer, beide halbe Schwingungen gleichmässig und gleichzeitig betreffenden Zu- oder Abnahme der verschiedenen Geschwindigkeiten beruht, würde man aus der Schnelligkeit der Strömung einen Schluss auf die Schnelligkeit der Bewegung der Flimmerhaare ziehen dürfen. Diese Bedingungen scheinen in der That meist erfüllt zu sein.

Selbstverständlich ist, dass die Bestimmung des Tempo (das heisst der Frequenz, der Schwingungszahl) allein nicht zur Bestimmung der Geschwindigkeit der Bewegung ausreicht, da die Letztere das Product aus Schwingungszahl und Schwingungsweite ist. Die Geschwindigkeit kann zunehmen, wenn bei gleichbleibender oder sogar abnehmender Frequenz die Schwingungsweite grösser wird, sie kann zunehmen durch Steigerung der Frequenz bei gleichbleibender oder abnehmender Excursionsweite, sie muss endlich zunehmen, wenn sowol Schwingungsweite als Frequenz wachsen. Alle diese Fälle kommen in Wirklichkeit vor, und es sind durchaus nicht die seltensten, in welchen sich die beiden Factoren, Frequenz und Amplitude, in entgegengesetztem Sinne ändern. Es ist desshalb nothwendig, zur Ermittelung der Geschwindigkeit der Bewegung, Frequenz und Schwingungsweite zugleich zu messen. Dieser Forderung kann man innerhalb weiter Grenzen ziemlich gut nachkommen, wenn man nur sorgt, dass die Schwingungsebene der Flimmerhaare der Oberfläche des Objecttisches parallel sei. Die Bestimmung der Frequenz durch Zählen der Schläge unter dem Mikroskop und die Messung oder Schätzung der Excursionsweite ist nur dann nicht mehr möglich, wenn die Geschwindigkeit eine sehr bedeutende Höhe erreicht. In diesem Falle sind die Wimperschläge einzeln nicht mehr zu unterscheiden.

Unter normalen Bedingungen scheint die Geschwindigkeit der Bewegungen nun wirklich meist eine solche Höhe zu haben; wenigstens habe ich diess bei lebenden kleinen Batrachierlarven und Schnecken (Planorbis, Paludina) beobachtet, die in demselben Wasser, in welchem sie gelebt hatten in toto untersucht wurden. Aber auch an frisch und vorsichtig herausgeschnittenen und in Froschblutserum liegenden Stückchen von der Mund- oder Rachenschleimhaut des Frosches kann man dasselbe unmittelbar nach dem Anfertigen des Präparats, bei gewöhnlicher Zimmertemperatur sehen. Die Angaben von Krause, der die Frequenz der Wimperschläge (beim Menschen?) auf 190 bis 320 in der Minute angiebt, und die von Valentin, welcher bei Anodonta nur auf

100 bis 150 kam, und ausspricht, »dass jedes Haar bei normaler Be- »wegung 2 bis 3, seltner wie es scheint, mehr vollendete Bewegungen »in der Secunde vollenden dürfte,« — diese Angaben gelten im Allgemeinen nur für eine beträchtlich abgeschwächte Bewegung. Untersucht man die Bewegung beim Frosch unter den eben angegebenen Bedingungen, so erscheint der Wimpersaum im Profil als ein zarter, überall gleich hoher Schattenstreif, welcher über die äussere Oberfläche der Epithelzellen hinzieht. Er selbst scheint völlig ruhig zu stehen und verräth seine Bewegung nur durch die reissende Strömung in welche er die ihn bespülende Flüssigkeit mit den darin suspendirten festen Theilchen versetzt. Die Verlangsamung der Bewegung macht sich zuerst bemerkbar durch kleine streifige Schatten und Lichter, welche von Zeit zu Zeit blitzschnell in dem homogen scheinenden Saum auftauchen. Anfangs kommen sie nur selten und an wenig Stellen, allmählich folgen sie sich schneller und an mehr Orten, und endlich zeigt der grösste Theil des Flimmersaumes jenes flimmernde Wogen und Wellenrieseln, welches der Flimmerbewegung eigenthümlich ist. Noch kann man aber weder die einzelnen Wimpern unterscheiden, noch gar ihre Schwingungen zählen. Der vorher scheinbar continuirliche Gesichtseindruck ist nur deutlich zu einem intermittirenden geworden. Bald verlangsamen sich aber die Schwingungen mehr und werden nach einiger Zeit zählbar. Ich kann sie mit Sicherheit erst zählen, wenn die Schwingungszahl ungefähr auf acht in der Secunde herabgesunken ist. So weit diese Zahl die von den oben genannten Beobachtern angegebene übersteigt, gilt sie, wie aus dem eben Gesagten hervorgeht, doch nur für eine bereits beträchtlich verlangsamte Bewegung. — Wie schnell das Tempo und wie gross die Schwingungsweite bei noch nicht verlangsamter Bewegung sei, lässt sich nicht genau angeben, doch möchte nach einer Schätzung die Schwingungszahl im Maximum mindestens 12 sein. — Die Schwingungsweite kann im Maximum über 90° betragen (so häufig in schwach alkalischen Flüssigkeiten); wie gross sie aber im normalen Zustand sei, lässt sich ebenfalls wegen der zu grossen Geschwindigkeit nicht ermitteln. Die Veränderungen, welche Frequenz und Amplitude unter verschiedenen Einflüssen erleiden, sollen später näher geschildert werden. Das mag aber schon im Voraus bemerkt werden, dass schon sehr geringe Aenderungen der äusseren Bedingungen, Aenderungen, denen die Zellen auch im lebenden Organismus normal ausgesetzt sind, genügen, um Tempo und Schwingungsweite in kurzer Zeit erheblich zu ändern.

Wir gehen nun zur Schilderung des Einflusses verschiedener Agentien auf die Flimmerbewegung über. Da dieser Einfluss bei Wim-

perhaaren verschiedener Localitäten und Thiere nicht immer derselbe ist, beschreiben wir erst die Versuche, welche mit Flimmerzellen von Wirbelthieren — vor Allem von der Rachenschleimhaut des Frosches —, dann die, welche an Süss- und Seewassermollusken angestellt wurden. Endlich widmen wir der Bewegung der Samenfäden, die nur ein specieller Fall der Flimmerbewegung ist, einige Worte.

A. Versuche an Flimmerzellen von Wirbelthieren.

1. Einfluss des Wassers auf die Flimmerbewegung.

Der Einfluss des Wassers auf die Bewegungen der Flimmerhaare ist bisher nicht ausreichend untersucht worden; doch erwähnen einzelne Untersuchungen schon, dass reines Wasser wenigstens auf die Flimmerzellen der Schleimhäute von Wirbelthieren sehr schädlich wirkt. Und hiermit stimmen auch Kölliker's Erfahrungen an Spermatozoen überein. Ich untersuchte zuerst, welche Veränderungen die Flimmerbewegung in reinem Wasser erleidet.

Bringt man ein kleines Stück der Rachenschleimhaut eines eben getödteten Frosches in einen Tropfen destillirten Wassers, so zeigt die Flimmerbewegung in der ersten Minute ausserordentliche Schnelligkeit und Stärke[1]; aber noch im Laufe der ersten oder in der zweiten Minute lassen die Bewegungen sowol an Frequenz als an Amplitude merklich nach, und während die Zellen und Flimmerhaare stark quellen, erstere sich von der bindegewebigen Grundlage abheben und die Kerne zu grossen hellen Blasen mit deutlich vergrössertem Kernkörperchen aufschwellen, tritt Stillstand der Haare in schräg nach vorn geneigter Lage ein. Innerhalb fünf bis zehn Minuten stehen meist alle Wimpern still. Auch bei Fröschen die bereits zwei, drei, ja sieben Tage todt und bei gewöhnlicher Zimmertemperatur unter einer mit Wasserdampf gefüllten Glasglocke aufbewahrt worden waren, zeigte sich derselbe Einfluss des Wassers: anfangs sehr verstärkte, dann langsam nachlassende Bewegungen. Noch vier Tage nach dem Tode des Frosches, als die Schleimhaut schon mit Millionen von Vibrionen bedeckt war, konnten durch reines Wasser die Bewegungen vorübergehend unzählbar schnell gemacht werden. Die Zellen sind zu dieser Zeit, wie auch schon am

---

1) Unter Stärke verstehen wir hier und in der Folge immer die Schnelligkeit der durch die Flimmerbewegung verursachten continuirlichen Flüssigkeitsströmung. S. oben.

dritten Tage trübe, isoliren sich ungemein leicht, quellen aber in Wasser nicht so stark wie frische Zellen, und werden hierbei auch nicht mehr durchsichtig. Auch tritt der Wasserstillstand die ersten Tage nach dem Tode nicht so schnell ein, wie bei ganz frischen Flimmerzellen.

Auf sehr verschiedene Weisen kann man, besonders bei frischen Flimmerzellen den Wasserstillstand aufheben. Vor Allem durch wasserentziehende Mittel, wie durch Lösungen von Kochsalz, Zucker, durch Glycerin u. a. m. Welche Höhe die Bewegungen hierbei erreichen, hängt von der Concentration der Lösung, von der Dauer der Wassereinwirkung und von dem Zustande ab, in welchem die Flimmerzellen sich vor dem Zutritt des Wassers befunden haben. Schon nach 5 Minuten langer Dauer des Wasserstillstandes können die Bewegungen für immer erloschen sein. Von einem nur wenige Secunden lang angehaltenen Wasserstillstand kann dagegen durch Kochsalzlösung z. B. die Thätigkeit der Cilien bis fast zur anfänglichen Höhe wieder gesteigert werden, und sich dann lange so erhalten.

Ebenso, wenn gleich minder nachhaltig kann ein kurzer Wasserstillstand durch Säuren, z. B. Kohlensäure oder Essigsäuredämpfe aufgehoben werden. Die wiedererwachenden Bewegungen sind aber klein, nicht frequent (selten mehr als 3 in der Secunde) und stehen bei weiterer Säurezufuhr sehr bald wieder still. Die in den gequollenen Zellen auftretende Trübung und mässige Schrumpfung verräth deutlich die Anwesenheit der Säure. Dieser Säurestillstand kann durch Luft (bei Kohlensäure), oder durch Ammoniak (bei Essigsäure) aufgehoben werden.

Von Aether, Alkohol und Schwefelkohlenstoff gilt ungefähr dasselbe wie von Säuren. Namentlich unter Einwirkung von Aetherdämpfen kann die in reinem Wasser erloschene Thätigkeit frischer Flimmerzellen wieder eine beträchtliche Höhe erreichen. Leicht tritt bei etwas längerer Einwirkung Aetherstillstand ein, der durch Luft wieder aufgehoben werden kann, dann aber schnell völligem Stillstande Platz macht.

Anders als die bisher genannten Stoffe verhalten sich die Alkalien. Ich benutzte meist Ammoniakdämpfe. Liess ich diese in der Gaskammer auf frische, soeben in destillirtem Wasser zur Ruhe gekommene Flimmerzellen einwirken, so erwachte die Bewegung nicht wieder; die Zellen und Haare quollen vielmehr stärker und lösten sich leicht ganz auf. Waren die Bewegungen durch das Wasser noch nicht völlig zur Ruhe gebracht, so beschleunigte Ammoniak unter plötzlicher Zunahme der Quellung den Eintritt des Stillstandes, der dann durch Säuren noch vorübergehend aufgehoben werden konnte. Durch Kali und Natron

kann man den Wasserstillstand ebensowenig als durch Ammoniak beseitigen.

Auch die Wärme, sonst ein mächtiges Mittel zur Beschleunigung erschlaffter Bewegung, versagt ihre Dienste, und befördert nur den Eintritt der Flimmerruhe. Bei frischen Flimmerzellen vom Frosch, deren Bewegungen sich in destillirtem Wasser vermindert haben, tritt der Wärmestillstand schon viel früher als sonst, und ohne vorausgegangene Beschleunigung, häufig schon bei 30° bis 35° C. ein. Kühlt man gleich nach dem Eintritt des Wärmestillstandes das Präparat wieder ab, so erwachen die Bewegungen wieder, und dann tritt nach einigen Minuten wie gewöhnlich der Wasserstillstand ein. Selbstverständlich wird ein einmal eingetretener Wasserstillstand durch Temperaturerhöhung nicht aufgehoben.

Auch elektrische Reizung beschleunigt nur, unter Steigerung der Quellung, den Eintritt des Wasserstillstands und ist niemals im Stand, einen bereits ausgebildeten Wasserstillstand aufzuheben.

Untersuchen wir nun, unter welchen Umständen reines Wasser im Stande ist, die durch andere Agentien zur Ruhe gebrachte Flimmerbewegung wieder zu erwecken. Wir beginnen mit der Schilderung des Einflusses, den destillirtes Wasser auf Flimmerzellen vom Frosch ausübt, welche in sogenannten indifferenten Flüssigkeiten wie Serum, Amniosflüssigkeit (mit oder ohne Iod) ihre Thätigkeit vermindert haben. In den meisten dieser Fälle beruht der Stillstand, wie aus gleich zu erwähnenden Thatsachen folgt, darauf, dass die betreffende Flüssigkeit in Wahrheit nicht vollkommen indifferent, sondern etwas zu concentrirt ist, oder dass sie es im Lauf der Beobachtung durch Wasserverdunstung geworden ist. Diess geschieht ja leicht, wenn das Präparat nicht in einem beständig mit Wasserdampf gesättigten Raume liegt. Wenn auch der Salzgehalt der Lösung den Indifferenzpunct nur sehr wenig überschreitet, so tritt nach einiger Zeit, oft freilich erst nach einigen Stunden Stillstand ein. Dieser stimmt vollkommen überein, wird durch dieselben Mittel aufgehoben, wie der Stillstand in etwas concentrirteren Lösungen von reinem Kochsalz z. B., von dem weiter unten die Rede sein wird. — In seltneren Fällen beruht die Flimmerruhe, welche man in den oben genannten und den ihnen verwandten indifferenten Flüssigkeiten eintreten sieht, auf einer etwas zu geringen Concentration der letzteren. Hier hat dann der Stillstand die Kennzeichen des Wasserstillstands, selbst wenn er erst nach Stunden eintritt. — Aehnlich wie ein etwas zu grosser Wassergehalt der »indifferenten« Flüssigkeit kann auch ein zu grosser Gehalt an Alkali wirken, wo dann

der Stillstand im Wesentlichen dem später zu beschreibenden Alkalistillstand gleicht. Wir berücksichtigen hier die beiden letzteren Fälle nicht, dagegen verdient der erstgenannte eine nähere Betrachtung.

Hat sich die Bewegung bei einem z. B. in Serum liegenden Schleimhautstückchen so verlangsamt, dass die einzelnen Wimperschläge mit Bequemlichkeit zu zählen sind — was bei einem Tempo von fünf Schwingungen in der Secunde schon der Fall ist — so erreicht, wenn man nun das Serum durch reines Wasser verdrängt, die Bewegung sogleich eine ausserordentliche Schnelligkeit und Stärke. Binnen wenigen Secunden werden die Schwingungen unzählbar. Ein vorher träge und in wirrem Durcheinander flimmernder Saum erscheint auf einmal als ein matter, bewegungsloser Schattenstreif, an dessen Oberfläche die Flüssigkeit in reissend schnellem Strome vorbeifliegt. In dieser Stärke erhält sich die Bewegung eine oder ein Paar Minuten und nimmt dann ab, um nach wenig Minuten dem Wasserstillstand Platz zu machen. — Ganz ähnlich verhielt sich die Bewegung bei Flimmerzellen die 24 Stunden oder mehrere Tage nach dem Tode von Fröschen entnommen wurden und in frischem Amnioswasser zur Ruhe gekommen waren. Dasselbe gilt auch, wenn statt des Amnioswassers Blutserum oder Humor aqueus benutzt wird. Es versteht sich von selbst, dass bei diesen Versuchen das Präparat in der feuchten Kammer lag, so dass der erst eingetretene Stillstand nicht auf eine durch Verdunstung herbeigeführte Concentrationszunahme der Zusatzflüssigkeit zurückgeführt werden konnte. — Es gelingt nun freilich auch, die in einem Serumtropfen zur Ruhe gekommene Flimmerbewegung dadurch wieder anzufachen, dass man durch Neigen des Präparates den Serumtropfen ein paar Mal hin- und herfliessen lässt und dadurch die Flimmerzellen mit neuen Flüssigkeitsschichten in Berührung bringt. Diess ist von Roth schon beobachtet und zu Gunsten einer mechanischen Reizbarkeit der Flimmerhaare gedeutet worden. Die mechanische Erschütterung der Flimmerhaare ist hierbei aber ohne allen Einfluss[1]. Die Beschleunigung tritt

1) Der Erfolg scheint vielmehr, wie schon Sharpey vermuthete, auf der Wegräumung eines Hindernisses der Bewegung zu beruhen. Die vorüberströmende Flüssigkeit nimmt die Producte der Epithelzellen mit weg, die sich in der Oberfläche der Schleimhaut ansammeln. Hier hat man namentlich an die von den sogenannten Becherzellen gelieferten Producte zu denken. Die genannten Zellen, welche oft in ungeheurer Zahl zwischen den Flimmercylindern zerstreut sitzen, sondern Tröpfchen einer hellen, ziemlich zähen Flüssigkeit ab. Diese kann durch ihre allmähliche Anhäufung ein mechanisches Hinderniss für die Bewegung abgeben und somit den Eintritt des Stillstands, der in dem Serumtropfen (wegen der nicht vollkommenen Indifferenz desselben) auch ohne diess zu Stande kommen würde, beschleunigen.

eben so schön ein, wenn das Präparat äusserst langsam aber etwas länger geneigt wird —, wobei die Flimmerhaare fast gar nicht oder höchstens sehr langsam bewegt werden —, als wenn man das Präparat ein paar Mal rasch hin- und herschüttelt. Die Beschleunigung hält bei diesem Verfahren in der Regel einige Minuten an; dann lassen die Bewegungen wieder nach und werden so langsam als sie vorher waren. Neues Neigen des Tropfens belebt sie wieder und dies kann man mehrere Male hinter einander wiederholen. Allmählich wird aber der Erfolg der Wiederbelebung schwächer und hält immer kürzere Zeit an: endlich ändert sich auch bei dem stärksten Schütteln und Neigen des Tropfens die Bewegung nicht mehr. Setzt man dann einen neuen Tropfen Serum zu, so verstärkt sich in der Regel die Bewegung für einige Minuten und lässt dann wieder nach. Wäscht man nun das Präparat immer wieder mit frischem Serum aus, bis ein neuer Serumtropfen die verlangsamte Bewegung nur wenig mehr beschleunigt, dann ruft doch ein Tropfen destillirten Wassers sofort die heftigsten oft unzählbar schnellen Bewegungen hervor, die Minuten lang anhalten und endlich dem Wasserstillstande Platz machen. Hat man Serum, das mit etwas Wasser verdünnt war, zum Auswaschen des Präparats benutzt, so wird natürlich nachher die Wirkung des reinen Wassers weniger deutlich und kann selbst fehlen.

Aehnlich belebend wirkt das Wasser auf Flimmerzellen, die in einer Atmosphäre von reinem Wasserstoff in indifferenten Lösungen zu schlagen aufgehört haben. Ich brachte ein kleines Stück der Rachenschleimhaut in einem Tropfen Kochsalz von 0,5 % auf die untere Fläche des Deckglases der beständig mit Wasserdampf gefüllten Gaskammer, und dicht neben diesen Tropfen einen zweiten Tropfen von destillirtem Wasser, so nahe, dass bei einer bestimmten Neigung der Gaskammer beide Tropfen zusammenfliessen mussten. Zuerst wurde nun wie gewöhnlich die Flimmerbewegung in dem Kochsalztropfen beobachtet, während die Kammer mit Luft gefüllt war. Zeigte sie sich nach fünf oder zehn Minuten noch eben so schnell als zu Anfang, so ward reiner Wasserstoff eingeleitet, bis die meisten Wimpern stillstanden. Liess ich nun den Tropfen, in dem das Präparat lag, vorsichtig hin- und herfliessen, so dass die Flimmerhaare mit neuen Flüssigkeitsschichten in Berührung kamen, so beschleunigte sich die Bewegung etwas; nach einigen Secunden, höchstens einer Minute war aber die frühere Ruhe wieder hergestellt, und bei noch etwas längerer Dauer des Wasserstoffstillstandes half dann auch das Neigen des Tropfens nicht mehr. Alles blieb still. Neigte man nun — während natürlich der Wasserstoffstrom ununterbrochen durch die Kammer ging — das Präparat so,

dass der Wassertropfen mit dem Tropfen, in welchem sich die Flimmerzellen befanden, zusammenfloss, so erwachte alsbald an den Stellen, wo das Wasser hindrang, die Bewegung wieder. Zugleich begannen die Zellen deutlich zu quellen. Ich sah noch nach mehr als halbstündigem Wasserstoffstillstand die Bewegungen beim Zutritt des Wassers eine Schnelligkeit von 6 Schlägen in der Secunde und darüber erreichen. Der Effect ist am schlagendsten, wenn man den Tropfen Kochsalzlösung klein, den Wassertropfen aber gross genommen hat; denn je verdünnter die aus der Mischung beider Tropfen resultirende Lösung ist, um so mehr kommt der Einfluss dem des reinen Wassers gleich. War der Wassertropfen klein, so sieht man die Zellen nur wenig aufquellen und die Bewegungen auch nur wenig beschleunigt. — Einige Zeit nach der Vereinigung beider Tropfen tritt wieder Stillstand ein und diesen kann man dann, falls die Zellen nicht durch Quellung zerstört sind, aufheben, indem man atmosphärische Luft in die Kammer dringen lässt.

Vom Einfluss des Wassers auf den durch concentrirtere Salzlösungen herbeigeführten Stillstand wird weiter unten die Rede sein. Hier sei erwähnt, dass unter Umständen auch der durch Säuren, z. B. sehr schwache Essigsäuredämpfe bei in Iodserum liegenden Zellen herbeigeführte Stillstand durch ein- oder mehrmaliges Auswaschen mit destillirtem Wasser aufgehoben werden kann. Die wiedererwachenden Bewegungen sind immer sehr schwach. Bei etwas stärkerer Essigsäureeinwirkung geschieht es dann leicht, dass Auswaschen mit reinem Wasser die Bewegungen nicht wieder erweckt, wohl aber Wasser, dem etwas Alkali zugesetzt ist.

Machte ich frische Flimmerzellen vom Frosch in Serum durch Ammoniak scheintodt, so begannen die Bewegungen beim Auswaschen mit Wasser bei den meisten Zellen wieder, darauf trat dann sehr schnell unter Zunahme der Quellung Stillstand mit den Eigenthümlichkeiten des Wasserstillstandes ein. — Stillstand durch Aether, Alkohol oder Chloroform in indifferenten Lösungen herbeigeführt, konnte, wenn er durch Luft allein nicht mehr beseitigt wurde, auch durch Auswaschen mit destillirtem Wasser nicht aufgehoben werden. Ebensowenig Wärmestarre, wenn sie auch sonst beim Abkühlen bestehen blieb, oder Stillstand, den Tetanisation mit starken Inductionsschlägen veranlasst hatte. —

II. Einfluss von Kochsalzlösungen verschiedener Concentration auf die Flimmerbewegung.

Dass man durch concentrirtere Kochsalzlösungen die Flimmerbewegung aufheben könne, haben schon PURKINJE und VALENTIN gezeigt; dass man die Bewegung durch Verdünnen der Lösung wieder erwecken könne, wird von KÖLLIKER[1]) zuerst erwähnt und von ROTH und STUART bestätigt. Ich habe untersucht, wie sich die Flimmerbewegung gegen Salzlösungen von verschiedenem Concentrationsgrade verhält, welche Mittel den durch concentrirtere Salzlösungen herbeigeführten Stillstand aufheben, und unter welchen Bedingungen stillstehende Wimpern durch Salzlösungen wieder in Bewegung gebracht werden können. Alle Angaben beziehen sich auf die Rachenschleimhaut des Frosches.

Wie bei anderen chemisch indifferenten Substanzen giebt es auch beim Kochsalz eine Concentrationsstufe, bei welcher die Bewegung sich Stunden, ja Tage lang erhält. Diese Concentrationsstufe liegt für Kochsalz, wie auch ROTH findet, bei etwa 0,5 %. Auch in Lösungen von 0,6 % kann die Flimmerung noch Tage lang fortbestehen; ebenso in solchen von 0,4 %. Vermindert man aber den Salzgehalt noch weiter, so tritt allmählich der Einfluss des Wassers deutlicher zum Vorschein. Bringt man z. B. Stückchen der Rachenschleimhaut in Kochsalz von 0,3 % oder 0,25 %, so beschleunigt sich anfangs die Bewegung bedeutend, die Schwingungen bleiben Minuten lang sehr frequent und gross, und nehmen dann ab, um bald unter Quellung der Zellen zum Stillstand zu führen. Dieser Stillstand zeigt alle Eigenschaften des Wasserstillstands. Wendet man noch schwächere Salzlösungen an, so wird natürlich derselbe Effect schneller erreicht. — Auf der andern Seite genügt schon eine geringe Steigerung des Salzgehaltes über 0,6 %, um die Bewegung beträchtlich abzuschwächen. In Lösungen von 1 % verlangsamt sich beispielsweise die Bewegung innerhalb der ersten Minuten bedeutend, hält sich dann aber oft Stunden lang auf niedriger, sehr langsam abnehmender Höhe. Die Bewegungen werden klein, hakenförmig und langsam. Selten geschehen mehr als zwei bis drei Schläge in der Secunde, meist weniger. Viele Flimmerhaare stehen schon nach wenig Minuten ganz still. In Lösungen von 1,25 % tritt der Stillstand noch merklich schneller ein; und wenn man ein frisches Stückchen Schleimhaut direct in eine Lösung von 2,5 % bringt, so stehen die meisten Wimpern fast augenblicklich still. Immerhin findet man auch hier fast stets eine Anzahl Flimmerhaare,

1) KÖLLIKER, Physiol. Studien üb. d. Samenflüssigkeit. Ztschr. f. wiss. Zool. 1856. Bd. VII. p. 252.

welche ihre Bewegungen, wenn schon äusserst schwach und langsam, noch einige Zeit, zuweilen eine halbe Stunde und länger fortsetzen. Man beobachtet diess sogar noch in Lösungen von 5 % Salzgehalt. ROTH hat also ganz Recht wenn er sagt, »dass die Flimmerhaare in re»lativ weiten Grenzen der Concentration ihre Bewegungen conservi»ren.« Freilich gilt diess nicht von der Grösse der Amplitude und Frequenz der Bewegungen. — Ich fand keine deutlichen Unterschiede in der Wirkung starker Salzlösungen, wenn ich in dem einen Falle ein frisches Präparat direct in die starke Lösung versetzte, in dem andern die Stärke der Lösung, von 0,5 % ausgehend, allmählich bis zur selben Höhe steigerte. Jedem bestimmten Concentrationsgrade scheint somit eine bestimmte mittlere Stärke und Schnelligkeit der Bewegungen zu entsprechen und es wird nicht erlaubt sein, eine Accommodation der Bewegungen an starke Concentrationsgrade bei sehr langsamer Steigerung des Salzgehaltes der Lösung anzunehmen, wie diess ROTH thut. — Die Veränderungen, welche man unter dem Einfluss stärkerer Kochsalzlösungen (von 1 % aufwärts) im Aussehen der Flimmerzellen eintreten sieht, beruhen auf Flüssigkeitsentziehung. Die Zellen schrumpfen zusammen, erscheinen stärker glänzend, mehr homogen, bei stärkeren Graden der Einwirkung dunkler und die Intercellularräume erweitern sich zu hellen, messbar breiten Spalten. Die Flimmerhaare, welche deutlich an Volum vermindern und dunkler aussehen, stehen, wie bei früher beschriebenen Arten des Stillstands, steif und schräg nach vorn geneigt, meist alle unter demselben Winkel von 30—35°, zuweilen selbst 45°.

Unter den Mitteln, welche die durch stärkere Kochsalzlösungen herbeigeführte Flimmerruhe beseitigen können, steht das Wasser obenan. Sobald es in solcher Menge zugesetzt wird, dass die Concentration der Lösung auf etwa 1 % und weniger sinkt, zuweilen schon früher, beginnen die Bewegungen, während die Zellen ihr normales Aussehen mehr oder minder wieder erhalten. Die Salzlösung darf aber eine gewisse Concentration nicht überschritten haben, wenn Wasser noch wieder beleben soll. Lösungen von 10 % und mehr tödten die Zellen selbst bei einer Einwirkungsdauer von nur wenigen Minuten. Die Flimmerhaare lösen sich bei Wasserzutritt dann schnell auf, noch bevor die Concentration unter 0,5 % gesunken ist. Selbst wenn man die Zellen eine oder mehrere Minuten in Salzlösungen von nur 5 % gehalten hat, erwachen beim Verdünnen mit Wasser nicht alle Zellen wieder, keinesfalls aber erreichen die Bewegungen ihre normale Stärke und Schnelligkeit. Diess gelingt nur, wenn der Kochsalzstillstand durch

noch schwächere Lösungen (1 % bis 2,5 % circa) herbeigeführt war. — Auch wenn nach nur kurzer Einwirkung die starken Lösungen (5 % und höher) ganz allmählich durch immer schwächere Lösungen verdrängt wurden, stieg die Bewegung beim Wiedererreichen der günstigen Concentrationsstufe, wenn sie überhaupt wieder erwachte, doch nie über eine äusserst geringe Höhe. Es kann also auch hier von einer Accommodation nicht die Rede sein.

Das Wasser ist nun aber keineswegs das einzige Mittel, welches den Kochsalzstillstand aufhebt. Waren die Lösungen nicht zu concentrirt, z. B. nur 1,5 %, so erwacht die Bewegung auch wieder, wenn man Ammoniak in Gasform dem Präparate zuführt. Die Bewegungen beginnen hier aber meist erst, nachdem man die stark mit Ammoniakgas beladene Luft ein bis zwei Minuten lang durch die Gaskammer geführt hat; nicht schon nach wenigen Secunden wie beim Stillstand in indifferenten Lösungen[1]. Je stärker die Concentration, um so länger dauert es im Allgemeinen, ehe die belebende Wirkung des Ammoniaks sichtbar wird. Die ersten Bewegungen sind oft klein und langsam, können aber (bei 1,5 %igen Lösungen) in einer halben Minute gross und rasch (5 bis 8 in 1") werden. Führt man ununterbrochen Ammoniak durch die Kammer, so stehen sie endlich still; aber auch dieser Stillstand tritt im Allgemeinen viel langsamer ein, als bei Flimmerzellen, die in Kochsalzlösung von 0,5 % liegen. Betrug der Salzgehalt der Lösung 2,5 % und mehr, so konnte durch Ammoniak die Bewegung nicht mehr hervorgerufen werden.

Auch durch Säuren, z. B. durch Kohlensäure, durch Dämpfe von Essig- oder Salzsäure kann der Stillstand beseitigt werden, der in mässig concentrirten Kochsalzlösungen (1 % bis 2 %) eintritt. Auch hier dauert es in den meisten Fällen eine oder mehrere Minuten ehe die Bewegungen wieder beginnen. Sie können sehr schnell und gross werden und halten sich bei fortdauernder Zufuhr von Säuredämpfen auch länger als gewöhnlich. Sie hören nämlich erst auf, wenn die Reaction schon Minuten lang stark sauer ist; ja, ich sah die Bewegungen sogar erst nach mehr als viertelstündiger Anwesenheit der sauren Reaction erlöschen.

Wie Ammoniak und Säuren heben auch Dämpfe von Aether, Alkohol und Schwefelkohlenstoff den Stillstand in Kochsalzlösungen auf, wenn der Salzgehalt 2 % bis 2,5 % nicht überschreitet. Auch diese Körper bedürfen längere Zeit als bei indifferenteren Lösungen, um ihren anfangs beschleunigenden, später hemmenden Einfluss geltend zu ma-

1) Diess beruht zum Theil vermuthlich auf der geringeren Grösse des Absorptionscoefficienten stärkerer Salzlösungen für die betreffenden Gase.

chen. Endlich wirkt auch Wärmesteigerung und elektrische Reizung wieder belebend, wenn die Concentration nicht über 2 % steigt. Hierüber wird in den Abschnitten über Wärme und Elektricität ausführlicher gehandelt werden. —

Alle diese Mittel, welche den durch concentrirtere Salzlösungen hervorgerufenen Stillstand aufheben, beseitigen auch die in sogenannten indifferenten Lösungen nach einiger Zeit eintretende Flimmerruhe. Man darf desshalb wohl annehmen — wie wir schon oben gethan — dass die letztere Art der Flimmerruhe gleichfalls darauf zu schieben sei, dass die Concentrationsstufe nicht die richtige, die Lösung also streng genommen nicht indifferent war.

Wir kommen nun zu der Frage, unter welchen Umständen stillstehende Wimpern durch Salzlösungen wieder in Bewegung versetzt werden können. Concentrirtere Lösungen können, soviel mir bekannt, nur zwei Arten der Flimmerruhe aufheben, nämlich den Wasserstillstand und den Alkalistillstand. Ich brachte Flimmerzellen vom Frosch, die in einem Tropfen Kochsalzlösung von 0,5 % in der Gaskammer lagen, durch Ammoniakdämpfe zur Ruhe, wobei die Zellen, wie früher erwähnt, etwas aufzuquellen beginnen. Nun legte ich einen kleinen Kochsalzkrystall in die Nähe der Zellen in den Tropfen. Alsbald begann die Bewegung bei den dem Krystall zunächst liegenden Zellen und mit fortschreitender Diffusion des Salzes allmählich auch bei den weiter abgelegenen Zellen wieder. War der Krystall so gross, dass der Tropfen eine starke Concentration annehmen konnte, so trat später natürlich Stillstand unter Schrumpfung der Zellen ein. — Säurestillstand, Stillstand durch Metallsalze, durch Aether oder Chloroformdämpfe, lässt sich auf diese Weise nicht aufheben. Ebensowenig Wärmestillstand oder Stillstand durch elektrische Schläge.

Dass es möglich ist, durch Auswaschen der Zellen mit indifferenten Salzlösungen einen durch Säuren oder durch Alkalien herbeigeführten Stillstand aufzuheben, davon kann man sich leicht überzeugen. Roth hat schon erwähnt, dass es ihm gelungen sei, Wimpern, die vorsichtig durch Chromsäure von 0,2 % — 0,02 % zur Ruhe gebracht waren, durch Auswaschen mit halbprocentiger Kochsalzlösung wieder zu erwecken. Den Ammoniakstillstand kann man, wenn dabei die Zellen nicht sehr gequollen waren, selbst durch schwach alkalisches Iodserum so vollkommen beseitigen, dass die Bewegung ihre normale Höhe wieder erreicht. Ebensogut wirkt Chlornatrium von 0,5 %.

Minder gut wird der durch Essigsäure, Salzsäure, Chromsäure oder andere Säuren veranlasste Stillstand durch Auswaschen mit Kochsalz

der angegebenen Concentration aufgehoben. Die Bewegungen können zwar wieder eine Frequenz von 2 — 3 Schlägen in der Secunde erreichen, das trübe Ansehen der Zellen bleibt aber bestehen. Erst wenn diess durch Zufuhr von Alkali, am besten von etwas Ammoniakgas, dem normalen Ansehen wieder Platz gemacht hat, erreichen die Bewegungen die normale Höhe wieder. Iodserum, welches schwach alkalisch ist, beseitigt desshalb den Säurestillstand viel schneller und vollkommener als die indifferentesten Kochsalzlösungen.

Ganz ähnlich wie Kochsalz verhalten sich andere neutrale Salze und auch Zucker, Kreatin und andere neutrale Stoffe gegen die Flimmerbewegung. Doch sind die Concentrationsgrade, in denen man diese Stoffe anwenden muss, um einen bestimmten Effect zu erreichen, andere als beim Kochsalz, und im Allgemeinen für jeden Körper besondere, vom endosmotischen Aequivalent des Körpers abhängige. So fand ich beim Rohrzucker Lösungen von 1% noch schädlich; sie bewirkten binnen wenigen Minuten Stillstand unter Quellung der Zellen und Kerne, wie bei Einwirkung von reinem Wasser. Ziemlich indifferent sind Lösungen von 2,5%, und selbst bei einem Zuckergehalt von 5% steht die Bewegung nicht gleich still, sondern verlangsamt sich ganz allmählich. Man findet zuweilen noch nach zehn Minuten die meisten Wimpern in, freilich sehr matter Bewegung. Das Aussehen der Zellen verräth hier die Folgen der Wasserentziehung: Schrumpfung und stärkere Lichtbrechung. Die Wiederbelebung aus dem Stillstand in stärker concentrirten Lösungen anderer indifferenter Körper, Zucker z. B., wird durch dieselben Mittel erreicht wie beim Kochsalz.

III. Einfluss von Säuren auf die Flimmerbewegung.

a. Kohlensäure.

Nach älteren, oben schon citirten Angaben von Sharpey [1]), deren Richtigkeit Valentin [2]) bestätigt, soll das Flimmerphänomen der Kiemen der Froschlarven in Wasser, welches mit Kohlensäure gesättigt ist, ungestört fortdauern. Neuere von Kühne [3]) an dem Flimmerepithel der Kiemen von Anodonta angestellte Beobachtungen ergaben, dass die Bewegung nicht nur in reiner Kohlensäure, sondern auch in einer nur mässig mit Kohlensäure vermischten Atmosphäre schnell erlischt.

1) Sharpey in Todd's Cyclop. I. p. 636.

2) Valentin, Artikel Flimmerbewegung in R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. I. p. 512.

3) L. c. pag. 374.

Dasselbe hatte KÜHNE früher für die Protoplasmabewegungen verschiedener Organismen gefunden.

Ich theile hier die Versuche mit, welche ich an Flimmerzellen vom Frosche angestellt habe. Die Zellen wurden zunächst in Kochsalzlösung von 0,5 % in Blut, Blutserum oder anderen der oben aufgeführten verhältnissmässig indifferenten Flüssigkeiten untersucht. Die Anfertigung des Präparates geschah in derselben Weise wie früher. Dasselbe schwebte während des Versuchs in dem Tropfen an der Unterseite des Deckglases der Gaskammer. Einzelne Zellen zeigen bereits unmittelbar nach der Präparation, während noch die Gaskammer mit reiner atmosphärischer Luft gefüllt ist, keine oder doch eine sehr verlangsamte Bewegung, ohne dass ihr äusseres Ansehen sich verändert hätte. Bei den meisten tritt aber erst nach längerem Liegen in der »indifferenten« Lösung Stillstand oder Verlangsamung aus früher angegebenen Ursachen ein. Wenn man nun über solche Zellen einen raschen Strom reiner Kohlensäure durch die Kammer schickt, ist binnen wenigen Secunden die Flimmerbewegung im ganzen Präparat im schnellsten Gange. Flimmerhaare, die vorher ganz stillstanden, können nach einer Viertelminute schon mit einer Frequenz von acht und mehr Schlägen in der Secunde schwingen. — Schon ein kleiner Kohlensäuregehalt der Luft genügt, alle Bewegungen wieder zu erwecken und zu beschleunigen. Nimmt man das eine Ende des zur Gaskammer führenden Kautschukschlauches in den Mund, während man zugleich in's Mikroskop blickt, so braucht man nur langsam durch die Kammer zu exspiriren, um überall die Bewegung sich auf's Heftigste beschleunigen zu sehen. Auch mit ziemlich stark abgekühlter Exspirationsluft gelingt der Versuch, und am besten, wenn man den Athem etwas lange angehalten hat. — Inspirirt man darauf durch die Kammer, saugt man also die Kohlensäure zurück, so hört die Bewegung nach einigen Minuten wieder auf, oder verlangsamt sich wenigstens. Ein neuer Exspirationsstrom ruft sie wieder hervor und so kann man, je nachdem ein- oder ausgeathmet wird, Verlangsamung und Beschleunigung miteinander wechseln lassen. —

In einer Atmosphäre von reiner Kohlensäure erlischt die Flimmerbewegung in kurzer Zeit. Bringt man frische Flimmerzellen in Kochsalzlösung von 0,5 % oder Serum in die Gaskammer und verdrängt die atmosphärische Luft durch einen Strom reiner Kohlensäure, so vermindert sich nach ein oder zwei Minuten die Bewegung im ganzen Präparate; das Tempo wird langsamer und die Amplitude der Schwingungen bei den meisten Wimpern kleiner. Fast alle zeigen die hakenförmige Bewegung. Nach etwa zehn Minuten stehen alle Flimmerhaare still und

zwar in derselben schräg geneigten Stellung, wie im Kochsalz-, im Wasserstoffstillstande u. a. Dabei haben die Zellen ein gelbliches, trübes Ansehen gewonnen, die Zellenkerne treten mit dunkelen Contouren hervor, auch die Wimpern scheinen gelblich und weniger durchscheinend geworden zu sein. Diese Veränderungen sind meist schon einige Zeit vor dem völligen Stillstande ganz ausgebildet. — Wie in reiner Kohlensäure tritt auch der Stillstand ein in einer stark mit Kohlensäure beladenen Atmosphäre, doch um so später, je geringer der Kohlensäuregehalt derselben ist. Bei sehr geringem Kohlensäuregehalt der atmosphärischen Luft erhält sich dagegen, wie schon erwähnt, die Bewegung viel länger als in reiner Luft.

Frisch präparirte Flimmerzellen, in Kohlensäure zur Ruhe gebracht, fangen beim Verdrängen der Kohlensäure durch atmosphärische Luft langsam wieder an, sich zu bewegen, und die Bewegung kann, falls der Kohlensäurestillstand nicht zu lange angehalten hatte, nach einigen Minuten wieder so lebhaft sein, wie vor dem Einleiten der Kohlensäure. Sie erhält sich dann bei genügendem Sauerstoffzutritt lange Zeit und es scheint nicht, dass der vorübergehende Kohlensäurestillstand erhebliche bleibende Störungen hinterlassen habe. — Der Wiederbeginn der Bewegungen bei dem Verdrängen der Kohlensäure durch atmosphärische Luft erfolgt nie so plötzlich, wie z. B. das Erwachen der Bewegung aus dem später zu schildernden Wasserstoffstillstande durch Kohlensäurezufuhr. —

Es ist nun sehr bemerkenswerth, dass die oben erwähnten Veränderungen im Aussehen der Zellen, welche beim Herannahen des Kohlensäuresillstandes eintreten, beim Verdrängen der Kohlensäure durch atmosphärische Luft wieder verschwinden. Sobald die Bewegung wieder beginnt, verlieren die Zellen ihr trübes, gelbliches Aussehen, die Kerne werden wieder undeutlich oder ganz unsichtbar und auch die Wimpern scheinen heller zu werden. Dieser Wechsel im Aussehen der Zellen wiederholt sich, so oft man Bewegung und Kohlensäurestillstand miteinander abwechseln lässt. Nach allzuhäufiger oder allzulanger Kohlensäureeinwirkung stellt sich indessen das frühere Ansehen der Zellen durch Luft nicht wieder her. — Auf entsprechende Veränderungen an den rothen Blutkörperchen des Frosches machte mich Herr Donders gelegentlich aufmerksam. Hier treten ebenfalls bei Zutritt von Kohlensäure die Kerne plötzlich scharf hervor und werden wieder unsichtbar, oder doch äusserst blass, wenn die Kohlensäure durch Wasserstoff oder atmosphärische Luft ausgewaschen wird. In jedem Präparat von Flimmerzellen finden sich nun rothe Blutkörperchen in genügender Menge. Die Beobachtung lehrt, dass die unter den

oben erwähnten Bedingungen erfolgende Beschleunigung der Flimmerbewegung durch Kohlensäure in der Regel etwas früher eintritt als das Sichtbarwerden der Kerne in den rothen Blutkörperchen. Diess ist am besten zu constatiren, wenn die betreffenden rothen Blutkörperchen dicht neben der beobachteten Flimmerzelle liegen. Der Zeitunterschied beträgt oft nur wenige Secunden, zuweilen mehr. Bei manchen Zellen tritt aber auch die Beschleunigung der Bewegung erst auf, wenn schon die Kerne der benachbarten Blutkörperchen zum Vorschein gekommen sind.

Untersucht man die Reaction des Präparats während der verschiedenen Stadien der Kohlensäureeinwirkung, z. B. mittels eines in den Tropfen gelegten Stücks blauen Lakmuspapiers oder fein in der Flüssigkeit vertheilter Lakmuskörnchen, so ergiebt sich Folgendes. Das Wiedererwachen, respective die Beschleunigung der Bewegung durch Kohlensäure beginnt in den meisten Fällen früher als die rothe Färbung des Lakmus eintritt. Doch erreicht die Bewegung oft dann erst ihr Maximum, wenn das Lakmuspapier im Tropfen bereits eine stark rothe Farbe angenommen hat, und jedenfalls kann der Tropfen schon mehrere Minuten lang sauer reagiren, ehe die letzte Bewegung erlischt. Der Wiederbeginn der Bewegungen nach dem Kohlensäurestillstand findet selten statt, bevor die neutrale Reaction wieder hergestellt ist.

Wie durch einen Luftstrom kann auch, und in der Regel noch schneller, durch reinen Sauerstoff der Kohlensäurestillstand aufgehoben werden. Ganz ähnlich wirkt Verdrängen der Kohlensäure durch reinen Wasserstoff oder andere indifferente Gase. Immer verliert sich beim Wiedererwachen der Bewegung das trübe gelbliche Ansehen der Zellen.

Die Wirkung der Kohlensäure kann aber eine solche Höhe erreichen, dass es nicht mehr möglich ist, durch indifferente Gase den Stillstand zu beseitigen. Wie lange man auch Sauerstoff oder Wasserstoff über das Präparat führen möge — die Zellen bleiben trübe, die Wimpern steif und still. In diesen Fällen beleben Alkalien die Bewegungen wieder. Eine Spur Ammoniakgas, der Luft oder dem Wasserstoff beigemischt, reicht in der Regel dazu aus. Ebenso wirkt Auswaschen mit äusserst verdünnten Lösungen von Natron oder Kali oder auch alkalisches Serum.

Von den Fällen, in denen die Kohlensäure belebend wirkt, haben wir bereits einen erwähnt, den wo die Bewegung in indifferenten Flüssigkeiten bei alleiniger Gegenwart von atmosphärischer Luft erlahmt ist. In den Abschnitten über Wasser und Kochsalz wurde

gleichfalls schon die Thatsache mitgetheilt, dass sowol der Wasserstillstand, als der Stillstand in concentrirteren Salzlösungen (bis 2 %) durch Kohlensäure aufgehoben werden können. Weiter unten wird der Wiedererweckung der Bewegung aus dem Alkalistillstand durch Kohlensäure gedacht werden. —

Interessant ist das Erwachen der Bewegung aus dem Wasserstoffstillstand bei Zutritt reiner Kohlensäure. — Leitet man reines Wasserstoffgas so lange über Flimmerzellen, die in neutralen Salzlösungen passender Concentration oder in Serum liegen, bis die Bewegung an den meisten Stellen zur Ruhe gekommen ist, sperrt dann dem Wasserstoff den Zutritt zur Gaskammer ab und lässt nun aus einer Zweigleitung plötzlich einen Strom reiner Kohlensäure einfliessen, so fängt nach wenigen Secunden die Bewegung im ganzen Präparate wieder an. Am schönsten zeigt sich das bei Anwendung von Blut oder Blutserum. Hier erwacht die Bewegung oft bei allen Zellen gleichzeitig, wie mit einem Zauberschlage. Die ersten Bewegungen zeichnen sich meist schon durch grosse Excursionsweite aus und das Tempo beschleunigt sich so rasch, dass fünf bis zehn Secunden nach dem Erwachen die Schwingungen unzählbar sind. Das im Tropfen hängende Schleimhautstück wird durch die Schläge seiner Wimpern fortbewegt; isolirte Gruppen von Flimmerzellen gerathen fast plötzlich in wirbelnde Drehbewegungen.

Die Bewegung erwacht um so zeitiger und erreicht um so schneller ihr Maximum, je grösser die eingedrungene Kohlensäuremenge, je flacher der Tropfen ist, in dem das Präparat schwebt, und je kürzere Zeit der Wasserstoffstillstand angehalten hat. Standen die Zellen erst kurze Zeit still, so reicht die Beimischung einer sehr kleinen Menge Kohlensäure zum Wasserstoffstrom zur Wiederbelebung aus, und selbst nach mehrstündiger Dauer des Wasserstoffstillstandes bedarf es nicht immer grosser Kohlensäuremengen, um dasselbe Resultat zu erreichen. — Wie man nun den bereits eingetretenen Wasserstoffstillstand durch Kohlensäure aufheben kann, so kann man auch seinen Eintritt verzögern, indem man dem Wasserstoffstrome etwas Kohlensäure beimengt. In einem Gemisch von 5 Volumprocent Kohlensäure und 95 % Wasserstoff erhält sich beispielsweise die Flimmerbewegung wol drei- und mehrmal so lange als in reinem Wasserstoff. Es dauert nicht selten mehrere Stunden, ehe hier die Bewegung der meisten Zellen aufgehört hat.

Auch Wimpern, die in reinem Sauerstoff in möglichst indifferenten Lösungen zu schlagen aufgehört haben, werden durch Kohlensäure wieder erweckt und in der Regel sehr schnell, binnen einigen Secun-

den. Sorgt man dann dafür, dass dem Sauerstoffstrome, oder der atmosphärischen Luft vor ihrem Eintritt in die Gaskammer beständig eine kleine Menge Kohlensäure beigemischt wird, so dauert die Bewegung viele Stunden lang fort und erst die Fäulniss macht ihr ein Ende. — Ebenso fangen Flimmerhaare, welche so lange in einer Wasserstoffatmosphäre verweilt haben, dass sie durch reinen Sauerstoff nicht wieder erweckt werden, sogleich wieder an, sich zu bewegen, wenn dem Sauerstoff Kohlensäure beigemischt wird, und können dann ebenfalls in einem Gemisch von atmosphärischer Luft und etwas Kohlensäure lange Zeit in Bewegung erhalten werden.

Ueber die Form der Bewegungen beim Wiedererwachen aus dem Wasserstoff- oder Sauerstoffstillstande durch Kohlensäure ist nur wenig zu bemerken. In manchen Fällen sind gleich die ersten Bewegungen wellenförmig und die folgenden bleiben es dann. Viele Flimmerhaare beginnen aber mit hakenförmigen Bewegungen, welche entweder zu Anfang schon sehr gross sind, oder es doch bald werden. Sie können allmählich zu wellenförmigen Bewegungen übergehen. Wieder andere Flimmerhaare machen nur kleine hakenförmige Bewegungen, welche nie eine grosse Amplitude erreichen. Das Tempo der Bewegungen beim Wiedererwachen ist ebenfalls verschieden. In der Regel geschehen die ersten Schwingungen langsam und folgen sich dann immer schneller, so dass nach 5 bis 10 Secunden schon das Maximum erreicht sein kann. Zuweilen beginnt die Bewegung schon in einem Tempo von zwei oder drei Schlägen in der Secunde. —

Im äusseren Ansehen der Zellen ändert sich beim Wiedereintreten der Bewegung nichts. Weder trübt sich das Zellprotoplasma, noch werden die Zellenkerne sichtbar, noch auch macht sich eine Quellung oder Schrumpfung der ganzen Zelle bemerklich. Bald treten dagegen, wenn grössere Kohlensäuremengen längere Zeit über das Präparat geleitet werden, die oben beschriebenen Veränderungen ein, die mit einer Abnahme der Bewegungen Hand in Hand gehen. —

Hat man die Flimmerzellen durch Wasserstoff zur Ruhe gebracht und durch Kohlensäure wieder in Bewegung versetzt, so kommen sie bei fortgesetztem Durchleiten reiner Kohlensäure oder in einer Mischung von Wasserstoff mit sehr viel Kohlensäure schneller zur Ruhe, als wenn statt des Wasserstoffs atmosphärische Luft eingewirkt hatte. In der Regel verstärkt und beschleunigt sich beim Wiedererwachen aus dem Wasserstoffstillstande durch Kohlensäure die Bewegung in der ersten halben bis ganzen Minute bedeutend, nimmt aber schon in der zweiten Minute wieder langsam ab, so dass dann nach drei Minuten, oft etwas später, die meisten Zellen wieder in Ruhe sind. Auch hier werden die

Zellen trübe, die Kerne deutlich. — Verdrängt man nun die Kohlensäure wieder durch reinen Wasserstoff, so erwachen nach etwa einer halben Minute oder etwas später bei vielen Zellen wieder langsame, meist kleine Bewegungen, die sich anfangs ein wenig beschleunigen und verstärken, aber bald wieder nachlassen. Nach drei Minuten pflegt in den meisten Fällen wieder vollkommener Stillstand durch den Wasserstoff herbeigeführt zu sein. — Neue Zufuhr von reiner Kohlensäure erweckt sofort wieder heftige Bewegungen, die ebenfalls ungefähr gegen das Ende der ersten oder im Laufe der zweiten Minute ihr Maximum erreichen. Eine oder zwei Minuten später steht Alles wieder still. Abermaliges Verdrängen der Kohlensäure durch reinen Wasserstoff ruft von Neuem einige schwache, bald wieder aufhörende Bewegungen hervor und neue Kohlensäure bewirkt auch hierauf Wiedererwachen starker Bewegungen. So kann man, indem man Kohlensäure und reinen Wasserstoff abwechselnd durch die Kammer führt, Stillstand und Wiederbelebung oft miteinander wechseln lassen. Je öfter man den Versuch an derselben Zelle wiederholt hat, um so schwächer pflegen dann die Bewegungen beim Wiedererwachen durch Kohlensäure zu sein und um so rascher tritt sowohl der Wasserstoff- als der Kohlensäurestillstand ein. Doch habe ich Zellen, die binnen einer Stunde acht Mal den Wechsel durchgemacht hatten, noch aus dem Wasserstoffstillstande erwecken können, als ich zum neunten Mal reine Kohlensäure zuführte. Um den Versuch so oft an einer und derselben Zelle wiederholen zu können, darf man aber jeden einzelnen Wasserstoff- und Kohlensäurestillstand nicht länger als etwa $^1/_2$ bis 2 Minuten anhalten lassen. — Wenn endlich in diesen Versuchen die Bewegung weder bei Wasserstoff- noch bei Kohlensäurezufuhr wieder erwachen will, bedarf es nur eines Stromes atmosphärischer Luft oder Sauerstoffs, um sie wieder hervorzurufen, und zwar wird sie hier, wo man längere Zeit zwischen Zufuhr von reinem Wasserstoff und von reiner Kohlensäure abgewechselt hatte, durch reine Luft oder Sauerstoff aus dem Kohlensäurestillstande viel sicherer erweckt als aus dem Wasserstoffstillstande, wenn bei letzterem jede Spur von Kohlensäure aus der Gaskammer verdrängt war.

b. Andere Säuren.

Es liess sich erwarten, dass der Einfluss anderer Säuren in allem Wesentlichen derselbe sein würde, wie der der Kohlensäure, insbesondere dass der unter so vielen Umständen gefundene belebende Einfluss der Kohlensäure auch den anderen Säuren zukommen würde. In den bisherigen Arbeiten ist immer nur von der Schädlichkeit der Säuren

die Rede, und in dem einzigen Falle, in welchem man von Säuren eine belebende Wirkung sah, beruhte diese auf Neutralisation von überschüssigem Alkali. — Purkinje und Valentin[1]) haben schon über den Einfluss verschiedener organischer und anorganischer Säuren Mittheilungen gemacht. Sie fanden, dass die von ihnen untersuchten Säuren die Flimmerbewegung zum Stillstand brachten. Essigsäure hemmte noch in 10000facher, Salzsäure, Salpetersäure in 1000facher, Benzoesäure, Oxalsäure, verdünnte Schwefelsäure der preussischen Pharmakopoe noch in 100facher Verdünnung. In 100000facher Wasserverdünnung wirkte keiner der geprüften Körper. — Neuere Beobachtungen von M. Roth[2]) bestätigen diese Angaben. Erwähnung verdient, dass Roth den durch äusserst verdünnte Essigsäure oder Chromsäure bewirkten Stillstand aufheben konnte, wenn er einen Strom von Iodserum oder Kochsalzlösung von 0,5 % durch das Präparat fliessen liess. Roth widerspricht einer früheren Behauptung von Hannover[3]), dass in verdünnter Chromsäure Flimmerbewegung sich erhalten könne. — Kühne[4]) endlich, der an Anodonta experimentirte, theilt mit, dass man die mittels Ammoniakdämpfen zur Ruhe gebrachte Flimmerbewegung durch Essigsäuredämpfe wiedererwecken könne. Ein Ueberschuss der letzteren bewirke dann Stillstand, den man durch Alkalien wieder aufzuheben vermöge.

Stuart kommt zu demselben Resultat an Essigsäure, Oxalsäure, Phosphor-, Salz-, Salpeter- und Chromsäure, die er in tropfbar flüssiger Form den Zellen von der Rachenschleimhaut des Frosches zuführte. Auch er erwähnt nichts von einer erregenden Wirkung der Säuren.

Meine eigenen Versuche, die wiederum hauptsächlich an den Flimmerzellen der Mundschleimhaut des Frosches angestellt wurden, erstrecken sich auf den Einfluss der Salzsäure, der Chromsäure, der Oxalsäure, der Essigsäure und der Milchsäure. Salz- und Essigsäure führte ich meist in Dampfform dem in der Gaskammer befindlichen Präparate zu. — Die betreffenden Versuche kann man am schnellsten und einfachsten so anstellen, dass man über die eine Ausführungsröhre der Kammer einen Kautschukschlauch zieht und dessen freies

1) Purkinje et Valentin, De phaenomeno generali et fundamentali motus vibratorii 1835. pag. 74—76. — Valentin, Art. Flimmerbewegung in R. Wagner's H. d. Ph. Bd. I. pag. 512.

2) Roth, Ueber einige Beziehungen des Flimmerepithels zum contractilen Protoplasma. In Virchow's Archiv Bd. 37. 1866. pag. 184.

3) Hannover in Müller's Archiv. 1840. pag. 557.

4) Kühne in M. Schultze's Archiv. 1866. p. 375.

Ende in den Mund nimmt. Vor die andere Oeffnung der Kammer, aus der man die Röhre herausschrauben kann, hält man einen mit der Säure befeuchteten Glasstöpsel oder Glasstab. Die in die Kammer hereingesaugte Luft ist dann mit Säuredämpfen beladen [1]).

Die Ergebnisse waren, bei Anwendung von Salzsäure- wie von Essigsäuredämpfen, im Wesentlichen dieselben wie bei Kohlensäure.

Hat sich die Bewegung in indifferenten Lösungen verlangsamt, so beginnen nach wenig Secunden an allen Stellen des Präparates die Bewegungen sich in hohem Maasse zu beschleunigen und zu verstärken. Vorher stillgewesene Wimpern schlagen nach einer Viertelminute mit einer Frequenz von mehr als acht Schwingungen in der Secunde, und an vielen Stellen erfolgen die Bewegungen so rasch, dass selbst der Eindruck des Flimmerns nicht mehr zu Stande kommt. Die Bewegungen haben beim Wiedererwachen oft Wellenform; auch vorher hakenförmige, kleine Bewegungen gehen beim Beginn der Salzsäurewirkung nicht selten rasch in grosse wellenförmige über. —

Wenn nur eine äusserst geringe Menge Säure der Luft beigemischt bleibt, kann sich die Bewegung sehr lange erhalten, auch wenn sie vor dem Zutritt der Säure schon stillgestanden hatte. Bei Ueberschuss der Säure tritt meist sehr schnell Stillstand ein. Beim Uebergang in den Stillstand verlangsamt sich nicht nur das Tempo, sondern es werden

---

1) Leitet man die Säuredämpfe vor dem Eintritt in die Gaskammer durch Kautschukschläuche, so hat man auf einen Umstand zu achten, der zu groben Täuschungen Veranlassung geben kann. Es fiel mir im Anfang meiner Versuche wiederholt auf, dass ich beim Durchsaugen von starken Essigsäuredämpfen durch Schläuche von nicht vulkanisirtem Kautschuk, keinen Säuregeschmack im Munde bekam. Die Schläuche waren nicht länger als 0,5 Meter und ihr Lumen 3 Mm. weit. Selbst als ich das eine Ende des Schlauchs in eine mit concentrirter Essigsäure halbgefüllte Flasche hängen liess und am andern Ende mit dem Munde kräftig sog, schmeckte ich anfangs nichts von Säure. Erst nach längerem, oft minutenlang fortgesetztem Saugen machte sich Säuregeschmack bemerkbar. Bei näherer Untersuchung zeigte sich, dass die Essigsäuredämpfe von den Kautschukschläuchen verschluckt waren. In der That hauchten diese Kautschukschläuche nun beständig Säuredämpfe aus und zwar in so hohem Maasse, dass noch Wochen nachher alle atmosphärische Luft, die durch die Schläuche gesaugt wurde, stark sauer herauskam. Und diess war selbst dann noch der Fall, als die Schläuche einige Tage lang in ammoniakhaltigem Wasser gelegen hatten. Man thut darum besser, solche Schläuche überhaupt nicht zu gebrauchen. Bei Schläuchen von vulkanisirtem Kautschuk ist mir der genannte Uebelstand nicht aufgefallen. Doch prüfe ich der Sicherheit halber die Reinheit aller Schläuche, indem ich längere Zeit Luft hindurchleite und diese einmal in eben blauer, einmal in schwach rother Lakmustinctur auffange. Letzteres ist nöthig, weil auch Ammoniakgas von manchen Schläuchen in grossen Quantitäten verschluckt und dann ausgehaucht wird.

auch die Excursionen in der Regel viel kleiner und die hakenförmigen Bewegungen werden vorwiegend. Zugleich werden die Zellen gelblich, feinkörnig getrübt, die Kerne erscheinen mit dunklen unregelmässigen Contouren, auch die Wimpern scheinen dunkler contourirt und gelblich und stehen endlich schräg und gestreckt still, ebenso wie das früher schon beschrieben wurde. — Die Beschleunigung der Bewegung tritt ein, noch bevor die Kerne der im Präparate befindlichen rothen Blutkörperchen durch die Säure sichtbar gemacht werden. Ebenso tritt sie früher ein, als sich ein im Tropfen befindliches Stück blaues Lakmuspapier röthet. Auch der Stillstand pflegt schon da zu sein, wenn die rothe Färbung eintritt.

Um nichtflüchtige Säuren, wie Chromsäure, Oxalsäure u. a. schon im ersten Stadium zu beobachten, zog ich es vor, die säurehaltige Flüssigkeit nicht von der Seite her unter dem Deckglase durchfliessen zu lassen, wie man das sonst wol mit Hilfe von Fliesspapier z. B. thut. Hierbei ist es aus vielerlei Gründen unmöglich, den Moment zu bestimmen, in welchem die beobachteten Zellen mit der Säure in Berührung kommen, namentlich ist die Schleimhaut oft mit einer, nicht selten ziemlich weit von der Oberfläche der Zellen abstehenden Schleimschicht überzogen, an welcher sich der Säurestrom bricht, und im Vordringen zu den Zellen behindert wird. Aus diesen Gründen schlug ich folgendes Verfahren ein. Ein Glasröhrchen wurde in eine etwa 2 Cent. lange, sehr feine capillare Spitze ausgezogen, und mittels einer nach allen Richtungen frei beweglichen Klemme so fixirt, dass die Mündung dieser Spitze (die eine Weite von etwa 0,06 Mm. besass) in der Mitte des Gesichtsfeldes vom Mikroskop dicht vor den zu beobachtenden Flimmerzellen im Focus sich befand. In das Glasrohr war nun vorher die säurehaltige Flüssigkeit so gefüllt worden, dass sie bis ungefähr $^1/_4$ Mm. weit von der capillaren Oeffnung stand. Hierdurch wird erreicht, dass beim Eintauchen der Spitze des capillaren Glasrohrs in den Tropfen, in welchem sich die Flimmerzellen befinden, eine Luftblase von $^1/_4$ Mm. Länge die Mündung des Röhrchens verschliesst und verhindert, dass die Säure sich ohne Weiteres mit der Flüssigkeit mische, in der das Object liegt. Ist das Glasröhrchen in der richtigen Einstellung fixirt, so treibt man durch Blasen in einen über das weitere Ende des Glasrohrs gezogenen Kautschukschlauch erst die in der Mündung steckende kleine Luftblase heraus, der sogleich die saure Flüssigkeit folgt. Je nachdem man stärker oder schwächer bläst, geht die Flüssigkeit schneller oder langsamer heraus und kann auch durch Saugen sofort wieder in das Capillarrohr zurückgebracht werden, falls sie nicht zu weit ausgetreten war. Auf diese Weise kann man den Zutritt der Flüssigkeit

ziemlich genau localisiren und reguliren und alle Stadien der Einwirkung bequem beobachten.

Ich brachte nun die Mündung des Capillarrohrs vor eine Gruppe von Zellen, deren Bewegung sich in Kochsalz von 0,5% oder Serum theils verlangsamt hatte, theils schon stillstand. Trieb ich halbprocentige Kochsalzlösung oder Serum durch das Röhrchen auf die Zellen, so beschleunigte sich die Bewegung nicht oder nur wenig. Anders, wenn ich mit Chromsäure von 0,1% versetztes Serum in die Röhre gefüllt hatte. Im Moment, wo die schwach gelbliche Flüssigkeit aus der Mündung des Röhrchens austrat, beschleunigte und verstärkte sich die Bewegung bei den vor der Mündung liegenden Zellen erheblich, einzelne erwachten aus dem Stillstande. Hiernach trat unter gelblicher Färbung und Trübung der Zellen Stillstand ein. Saugte ich die kleine Menge der ausgetretenen Chromsäure in die Glasröhre zurück, so begann die Bewegung wieder, doch nicht stark und nicht schnell. Zugleich nahm die gelbliche Färbung der Zellen etwas ab. —

Wurde statt der Chromsäure Oxalsäure oder Milchsäure benutzt, so traten ganz dieselben Aenderungen der Bewegung ein: erst Beschleunigung, dann Verlangsamung und Stillstand unter Trübung der Zellen und Sichtbarwerden der Kerne. — Nimmt man die Säuren zu concentrirt, oder treibt man sie sehr rasch aus der Mündung heraus, so kann das Stadium der Beschleunigung unterdrückt werden und man erhält sogleich Stillstand. —

In der hier angegebenen Weise kann man sich auch von der beschleunigenden Wirkung der Kohlensäure überzeugen. Man beobachtet eine auffällige Beschleunigung und Verstärkung der Bewegungen, wenn man eine mit Kohlensäure gefüllte Luftblase aus der Mündung des Capillarrohrs an die Zellen treten lässt.

Der belebende und erst bei fortgesetzter Einwirkung hemmende Einflüss der erwähnten Säuren zeigte sich auch ferner unter ganz denselben Verhältnissen wie bei der Kohlensäure: bei dem Stillstande durch Wasser, durch zu stark verdünnte und zu stark concentrirte Salzlösung, beim Stillstande in reinem Wasserstoff (wenigstens in der ersten Zeit desselben) oder in reinem Sauerstoff in indifferenten Flüssigkeiten, endlich beim Alkalistillstande. — Niemals gelang es, durch eine der genannten Säuren einen durch Luft nicht mehr zu beseitigenden Aether- oder Chloroformstillstand zu heben; ebensowenig einen Wärmestillstand in Serum, der beim blossen Abkühlen nicht weichen wollte, oder einen durch elektrische Schläge herbeigeführten Stillstand.

Wie endlich zu erwarten war, ist es selbst bei grösster Vorsicht

nicht möglich, einen durch eine Säure herbeigeführten Stillstand durch Zufuhr einer anderen Säure aufzuheben. Hat man aber z. B. einen Kohlensäurestillstand durch atmosphärische Luft aufgehoben und beginnen nach einiger Zeit die Bewegungen sich in atmosphärischer Luft zu verlangsamen, so ruft dann Zufuhr von Salzsäure oder Essigsäure ebensogut Beschleunigung und Verstärkung hervor, wie Kohlensäure.

Gedenken wir noch mit einigen Worten der Mittel, welche die durch Säuren vorsichtig zur Ruhe gebrachte Flimmerung wieder erstehen lassen. Wir berücksichtigen hier nur solche Fälle, in denen die Zellen zu Beginn der Säureeinwirkung in indifferenten Flüssigkeiten lagen. Hat man den Stillstand durch Salz- oder Essigsäuredämpfe äusserst vorsichtig herbeigeführt und lässt man sofort nach seinem Eintritt reine atmosphärische Luft in starkem Strome durch die Gaskammer gehen, so erwachen mitunter nach einiger Zeit (nach einer halben bis mehreren Minuten) die Bewegungen wieder. Doch ist es viel häufiger, dass der Stillstand fortbestehen bleibt. Auch bleiben die Bewegungen im ersten Falle klein, nicht frequent und erlöschen in der Regel bald wieder. Auch durch wiederholtes Auswaschen mit reinem Wasser, noch besser mit Kochsalz von 0,5 % kann man, freilich oft erst nach Minuten, die Bewegungen wieder in's Leben rufen. Aber auch in diesen Fällen bleiben die wieder erwachten Bewegungen klein, hakenförmig, wenig frequent. Vielleicht beruht diess Wiedererwachen nur darauf, dass die Säure nicht weiter als bis in die oberflächlichsten Partien der Zellen eingedrungen war und hier dann nach dem Auswaschen der Säure dadurch neutralisirt wurde, dass schwach alkalische Flüssigkeit aus den von der Säure nicht erreichten tieferen Partien der Schleimhaut langsam nach der Oberfläche zu diffundirte. —

Das Hauptmittel gegen den Säurestillstand sind die Alkalien, von deren Einfluss sogleich weiter die Rede sein wird. — Liess ich Flimmerzellen durch Salz- oder Essigsäuredämpfe sehr vorsichtig bei gewöhnlicher Zimmertemperatur zur Ruhe kommen, und brachte ich dann die feuchte Kammer auf den stark geheizten Objecttisch von Schultze, dann erwachten die Bewegungen niemals wieder, wohl aber (falls die Erwärmung nicht zu weit getrieben war), sobald etwas Ammoniak durch die Kammer geführt wurde.

Taucht man frische Flimmerzellen in verdünnte oder concentrirtere Lösungen von reinen Mineralsäuren (Schwefelsäure, Salzsäure. Salpetersäure von 0,5 % und mehr), so steht die Flimmerbewegung augenblicklich und für immer still. Die Zellen werden dabei undurchsichtig und bräunlich.

IV. Einfluss von Alkalien auf die Flimmerbewegung.

Die günstige Wirkung alkalischer Flüssigkeiten ist, nachdem wie oben schon erwähnt, Virchow den erregenden Einfluss von Kali und Natron entdeckt hatte, von vielen Seiten bestätigt worden. Doch sind die Bedingungen, unter denen die Alkalien ihren belebenden Einfluss äussern, nicht näher untersucht. Nur für den Säurestillstand haben Cl. Bernard und W. Kühne gezeigt, dass er durch Alkalien aufgehoben werden kann, und letzterer Autor meint, dass wol auch in den andern Fällen die günstige Wirkung des Alkali auf Neutralisation einer Säure in den Flimmerzellen beruhen möge. — Ich untersuchte wie die Alkalien auf Flimmerzellen wirken, deren Thätigkeit unter verschiedenen, bestimmten Bedingungen nachgelassen hat, und dann, welche Mittel einen unter verschiedenen Umständen eingetretenen Alkalistillstand aufzuheben im Stande seien.

Sind Flimmerzellen, die in Kochsalz von 0,5—0,6% oder in Serum liegen, bei Anwesenheit von atmosphärischer Luft oder in einer Atmosphäre von reinem Sauerstoff zur Ruhe gekommen, so erweckt Zusatz von Kali- oder Natronlauge die Bewegungen wieder und wenn diese Flüssigkeiten in äusserst hoher Verdünnung benutzt werden, kann sich die Bewegung dann lange erhalten. Beim Erwachen sind die Bewegungen fast ausschliesslich wellenförmig und von sehr grosser Amplitude, ihr Tempo, anfangs meist langsam, kann sich bald zu derselben Höhe erheben, wie wir das für die Kohlensäure und andere Säuren fanden. Je weniger Veränderungen man beim Wiedererwachen der Bewegung im Aussehen der Zellen bemerkt, um so länger dauert dann die Bewegung. Wird aber das Kali oder Natron nicht in äusserst geringer Menge der indifferenten Flüssigkeit, in der das Präparat liegt, zugesetzt, so bemerkt man theils beim Wiederbeginn der Bewegung, theils bald nachher, unter gleichzeitiger Verlangsamung der Bewegungen eine erhebliche Quellung. Die Zellen schwellen auf, werden ganz durchscheinend; ebenso werden die Flimmerhaare deutlich dicker und blasser, endlich können die Zellen platzen und Alles wird aufgelöst. — Ganz ebenso wirkt nun das kaustische Ammoniak auf die in Sauerstoff oder atmosphärischer Luft zur Ruhe gekommene Bewegung. Saugt man einen Luftstrom, dem Ammoniakdämpfe beigemischt sind, durch die Gaskammer, so gerathen alle Zellen im Präparat in die heftigste Bewegung [1]). Der Tropfen nimmt zugleich eine deutlich

1) Zum Ueberfluss kann man sich auch hier vor dem Anstellen des Versuchs überzeugen, dass das Durchsaugen eines Stromes reiner atmosphärischer Luft die Bewegungen nicht wieder anfacht.

alkalische Reaction an. Die Form und das übrige Verhalten der Bewegung beim Wiedererwachen durch Ammoniak sind ganz ebenso wie beim Erwachen durch die fixen Alkalien. Bei längerem Durchführen des Ammoniakgases tritt dann Stillstand ein, zuweilen noch bevor die Zellenkörper erheblich gequollen sind. Endlich können, wie in Kali und Natron die Zellen zerfliessen, die Wimpern sich auflösen.

Wie wir früher gesehen haben, beruhte der Stillstand in indifferenten Lösungen wie Serum, Humor aqueus u. s. w. darauf, dass die Lösungen nicht indifferent, sondern in den allermeisten Fällen etwas zu concentrirt waren. Es liess sich desshalb erwarten, dass auch der durch stark concentrirte Salzlösungen herbeigeführte Stillstand durch Alkalien aufzuheben sein würde. Dass diess in der That möglich ist, haben wir schon bei Besprechung des Einflusses der Salzlösungen angegeben. Wir fügen hier noch bei, dass durch eine sehr geringe Zumischung von Kali, Natron oder Ammoniak ziemlich concentrirte und für sich schädliche Lösungen nahezu indifferent gemacht werden können. So ist z. B. eine Traubenzuckerlösung von 3 %, der eine Spur äusserst verdünnter Kalilauge zugesetzt wurde, viel günstiger als reine Traubenzuckerlösung von derselben Concentration.

Es wurde gleichfalls oben schon mitgetheilt, dass die Alkalien ihre belebende Wirkung vollständig versagen, wenn die Flimmerung durch Einfluss von reinem Wasser verlangsamt oder zur Ruhe gekommen ist. Die durch Wasser verlangsamten Bewegungen werden z. B. durch etwas Ammoniak sofort unter plötzlicher Zunahme der Quellung zum Stillstand gebracht, der bereits eingetretene Wasserstillstand niemals durch Alkalien aufgehoben. Dasselbe gilt natürlich, wenn statt reinen Wassers äusserst verdünnte neutrale Salzlösungen, wie Kochsalz von 0,3 % und darunter zur Lähmung der Wimperthätigkeit benutzt worden waren. Zu den Fällen, wo Aether, Alkohol, Schwefelkohlenstoff oder Chloroformdämpfe den Stillstand veranlasst hatten und wo dann ein Luftstrom allein die Bewegungen nicht wieder anfachen konnte, helfen Alkalien auch nichts mehr. — Wo dagegen durch überschüssige Säurezufuhr dem Spiel der Wimpern ein Ende gemacht war, können Alkalien eine fast specifische belebende Wirkung entfalten. Am schönsten sieht man diess bei Zellen, die in einer unschädlichen Flüssigkeit in der Gaskammer liegen und durch schwache Essigsäure- oder Salzsäuredämpfe scheintodt gemacht sind, wenn ein wenig Ammoniakgas, mit Luft gemischt über das Präparat geleitet, oder — was unbequemer — wenn letzteres mit alkalischer Flüssigkeit ausgewaschen wird. Die Veränderungen, welche die Säuren im Aussehen der Zellen hervorgerufen hatten, verschwinden unter

dem Einfluss der Alkalien, und es kommt meist ein Zeitpunct, wo die Zellen ihr normales Ansehen wieder haben. Sehr leicht überschreitet jedoch die Säurewirkung die Grenze, wo eine Wiederbelebung durch Alkalien noch möglich ist. Bei längerem Durchleiten von Ammoniak oder Auswaschen mit Kali- oder Natronhaltigen Lösungen werden in diesem Fall die Zellen schliesslich aufgelöst, ohne dass ein Zeitpunct kommt, wo die Bewegung wieder erwacht.

Ebenso wie die in atmosphärischer Luft oder in Sauerstoff zum Stillstand gekommene Bewegung, kann in vielen Fällen auch der Wasserstoffstillstand ohne vorherigen Sauerstoffzutritt durch Alkalien aufgehoben werden. Ich brachte neben den Tropfen halbprocentiger Kochsalzlösung oder Serum, welcher die Flimmerzellen enthielt, einen Tropfen Serum dem eine Spur Kali- oder Natronlösung zugesetzt war, so dicht, dass die Ränder beider Tropfen sich beinah berührten. Nun wurde Wasserstoff durch die Gaskammer geleitet bis die Bewegung überall oder doch an den meisten Orten stillstand. Hierauf neigte ich das Mikroskop mit der Gaskammer etwas, so dass der Kalitropfen mit dem andern zusammenfloss. Sofort zeigte sich an allen den Stellen, wo die Kalilauge hindrang Wiederbeginn der Bewegung, und wenn nur die Lauge genügend schwach gewesen war, dauerte es dann lange, ehe der Wasserstoffstillstand wieder eintrat. Lässt man unter gleichen Umständen einen Tropfen Serum oder Kochsalzlösung ohne Alkali zu dem Präparate fliessen, so tritt in der Regel keine Spur von Beschleunigung ein.

Auch durch Beimischen von Ammoniak zum Wasserstoff kann man den bereits eingetretenen Wasserstoffstillstand schnell aufheben und wenn die beigemischte Menge Ammoniak klein genug ist, kann der Eintritt des Wasserstoffstillstands bedeutend verzögert werden, gerade wie diess eine Beimischung von etwas Kohlensäure zum Wasserstoff thut. —

Beim Erwachen aus dem Wasserstoffstillstand durch Alkalien haben die Bewegungen meist Wellenform und sind gross. Das Tempo kann binnen fünf Secunden schon beträchtlich schnell geworden sein. — Hat der Wasserstoffstillstand schon sehr lange angehalten, bevor das Alkali zugesetzt wird, so erwacht die Bewegung in der Regel nicht wieder, wenn nicht auch Sauerstoff zugeführt wird. In letzterem Falle kann dann die Bewegung, wenn auch nicht die normale, doch eine bedeutende Höhe erreichen.

Von grossem Interesse ist der Einfluss der Alkalien auf Flimmerzellen die durch kurzdauernde Erwärmung auf etwa 45° in Läh-

mung versetzt sind. Hieraus kommen wir weiter unten ausführlicher zurück.

Es fragt sich nun, welche Mittel den Alkalistillstand aufheben. Wir denken hier zunächst an den Stillstand, der durch überschüssige Alkalizufuhr zu möglichst indifferenten Flüssigkeiten herbeigeführt wurde. Man braucht nicht lange Zeit Ammoniakdämpfe über ein in Serum oder noch besser Kochsalz von etwa 0,5 % liegendes frisches Präparat zu leiten, um die Bewegung überall aufhören zu sehen. Sie steht oft schon still, ehe die Zellen bedeutend gequollen sind und die Lage der Wimpern ist dieselbe schräg nach vorn geneigte, wie bei den andern Formen des Stillstands. In solchen Fällen giebt es nun verschiedene Mittel der Wiederbelebung. Eins der schwächsten ist Wasser oder äusserstverdünnte neutrale Salzlösungen. Hier tritt nämlich sehr bald nach der Wiederbelebung Wasserstillstand ein. Besser wirken indifferente Salzlösungen oder überhaupt unschädliche Flüssigkeiten, auch wenn sie, wie Serum, schwach alkalisch sind. Lässt man den Alkalistillstand nicht zu lange dauern und sind die Zellen nicht durch zu starke Einwirkung des Alkali getödtet, dann kann nach dem Auswaschen die Flimmerung ihre anfängliche Schnelle wieder erlangen. Dass die Wiedererweckung auch durch Einlegen eines Kochsalzkrystalles in die Nähe der stillstehenden Wimpern gelingt, haben wir oben erwähhnt. — Aether und Alkohol können, wenn nur der Ammoniakstillstand sehr vorsichtig eingeleitet war, schwache Bewegungen wieder hervorrufen. Hiervon später. Die Säuren aber sind es, welche am schnellsten und sichersten den Alkalistillstand beseitigen, und zwar thun sie diess nicht nur, wenn die Zellen sich anfangs in indifferenten Lösungen befanden, sondern auch wenn die Bewegungen durch sehr kurze Einwirkung von reinem Wasser eben verlangsamt und dann durch wenig Ammoniakgas völlig still gemacht worden waren. Auch wenn die Zellen in etwas stärker concentrirten Salzlösungen lagen, und durch überschüssiges Alkali gelähmt wurden, können Säuren noch wiederbeleben.

Man stellt diese Versuche am bequemsten in der früher beschriebenen Weise mit Dämpfen von Essigsäure oder Salzsäure an oder führt Kohlensäure durch die Gaskammer. Immer aber muss darauf geachtet werden, dass die Alkalieinwirkung nicht zu weit getrieben wird. Auch ohne dass die Zellen aufgelöst werden, können sie solche Veränderungen dadurch erleiden, dass Säuren dann nicht wieder erwecken. Experimentirt man vorsichtig, so kann man dieselben Zellen wol fünf und mehrmal

abwechselnd durch Alkalien (am besten Ammoniak) und durch Säuren zur Ruhe bringen und wieder erwecken und zwar scheint es gleichgültig zu sein, ob man immer dieselbe Säure wieder wählt oder ob jedesmal eine andere Säure zur Beseitigung des Alkalistillstandes verwendet wird.

V. Einfluss von Wasserstoff und Sauerstoff auf die Flimmerbewegung.

Die in der Einleitung citirten Versuche von Kühne an Anodonta sind die einzigen, welche wir über den Einfluss von Wasserstoff und Sauerstoff auf die Flimmerbewegung besitzen. Kühne zog aus ihnen den Schluss, dass der bei längerem Verweilen in reinem Wasserstoff eintretende Stillstand nicht auf einer giftigen Wirkung des Wasserstoffs, sondern auf dem Verdrängen des Sauerstoffs beruhe. Beimischung von nur wenig Sauerstoff reichte aus, den Stillstand aufzuheben. Versuche bei denen die Zellen in Hämoglobinlösung lagen, zeigten, dass die Bewegung von dem Moment an stillstand wo alles Oxyhämoglobin durch den Wasserstoffstrom reducirt war. Versuche, welche ich über den Einfluss von Wasserstoff auf die Flimmerbewegung bei Wirbelthieren anstellte, haben in einigen Puncten andere Resultate ergeben.

Der zu den Versuchen benutzte Wasserstoff wurde durch Einwirkung von verdünnter Schwefelsäure auf Zinkblechstücke dargestellt, vor seinem Eintritt in die Gaskammer in salpetersaurer Silberoxydlösung, in Kalilauge und Wasser gewaschen und nach seinem Austritt aus der Kammer von Zeit zu Zeit auf seine Reinheit geprüft. Vom luftdichten Verschluss der Gasleitungsröhren und der Gaskammer überzeugte ich mich jedesmal durch Zudrücken des Ausführungsschlauchs der Kammer: die Flüssigkeit der Entwicklungsflasche stieg sofort empor und in den Waschflaschen stiegen keine Gasblasen mehr auf.

Meist wurden die Flimmerzellen in der früher angeführten Weise der Rachenschleimhaut eines eben getödteten Frosches entnommen, und in einem Tropfen Blut, Serum, oder Kochsalz von 0,5 % der Einwirkung des Wasserstoffs ausgesetzt. Zur Beobachtung wurden meist solche Zellen im Präparate ausgesucht, welche eine zwar verlangsamte aber doch noch lebhafte Bewegung zeigten. Die ausgesuchten Zellen wurden stets erst fünf Minuten bis eine Viertelstunde lang beobachtet, während die Gaskammer mit atmosphärischer Luft gefüllt war. Hatte sich dann ihre Bewegung nicht merklich verändert, so wurde mit der Einleitung des Wasserstoffgases begonnen.

Wie sich herausstellte, war der Erfolg der Behandlung mit Wasserstoff im Wesentlichen derselbe, ob nun die Flimmerzellen in Blut oder Blutserum, in Humor aqueus oder in Kochsalzlösung von 0,5 %

lagen. In allen Fällen tritt eine Abnahme der Bewegung, nach längerer Einwirkung des Gases Stillstand ein. In der Regel ändert sich die Bewegung innerhalb der ersten Minuten nicht. Der Moment des Wasserstoffzutritts verräth sich weder durch eine Beschleunigung noch durch eine Verlangsamung der Bewegung. Nach drei bis fünf Minuten, oft auch erst nach einer Viertelstunde oder später, im Allgemeinen um so früher, je schneller der Wasserstoffstrom die atmosphärische Luft aus der Gaskammer verdrängt, beginnt die Bewegung nachzulassen. Dieser Nachlass erfolgt nie plötzlich, sondern allmählich und geht ebenso allmählich in den Stillstand über. Oft vergeht eine halbe bis ganze Stunde und mehr Zeit, ehe der grösste Theil der Zellen zur Ruhe gebracht ist. — Die Abnahme der Bewegung erfolgt nicht bei allen Zellen in derselben Weise. Bei der Mehrzahl verlangsamt sich das Tempo, während zugleich die Amplitude der Schwingungen abnimmt. Die meisten zeigen die hakenförmige Bewegung mit immer kleiner werdenden Excursionen. In der Regel bewegen sich hier die Haare einer und derselben Zelle bis zu Ende synchronisch und in parallelen Richtungen. Eine kleine Anzahl von Flimmerhaaren nimmt eine mehr pendelförmige Bewegung an, bei der sich, wie oben auseinandergesetzt wurde, das Basalstück der Wimper nicht betheiligt. Die Schwingungen beschränken sich auf ein immer kleiner werdendes Stück der Haarspitze, wobei die Excursionsweite abnimmt, das Tempo aber nicht selten schneller wird. Die Schwingungen benachbarter Haare erfolgen hier nicht mehr in parallelen, sondern in mannichfach sich durchkreuzenden Richtungen, und geschehen auf einer und derselben Zelle nicht mehr synchronisch. Endlich sieht man nur noch die äussersten Spitzen der Haare sehr kleine, zitternde Bewegungen ausführen. Diese werden bald unmessbar klein, endlich nicht mehr wahrnehmbar. — Eine sehr geringe Anzahl von Flimmerhaaren behält bis zu Ende die wellenförmige Bewegung. Hier schwingen alle Haare derselben Zelle bis zuletzt synchronisch und in parallelen Richtungen. Das Tempo verlangsamt sich aber allmählich, so dass kurz vor dem Aufhören vielleicht nur von fünf zu fünf Secunden eine Schwingung ausgeführt wird. Dann treten noch grössere Pausen ein, von einer Viertelminute und darüber, es erfolgt noch ein einzelner Schlag, endlich nichts mehr.

Wo schon vor dem Einleiten des Gases Verlangsamung der Bewegung bemerkbar war, beschleunigt der Wasserstoff den Eintritt des Stillstandes. Mitunter hört bei einzelnen Zellen die Bewegung selbst dann nicht völlig auf, wenn der Wasserstoffstrom eine Stunde und länger in unverminderter Stärke die Kammer passirt hat und wenn an den benachbarten wie den entfernteren Stellen des Präparates die Be-

wegung schon lange stillsteht. Diess sind meist, doch durchaus nicht immer, solche Zellen, welche zu Anfang des Versuches eine sehr starke und schnelle Bewegung zeigten. Man trifft sie namentlich bei Anwendung von Blut oder Blutserum als Untersuchungsflüssigkeit, doch immerhin selten. Stets ist ihre Bewegung wenigstens sehr beträchtlich verlangsamt, und kommt nach mehrstündigem Verweilen in der Atmosphäre von reinem Wasserstoff endlich auch zur Ruhe.

Liegen die Zellen nicht in den obengenannten »indifferenten Flüssigkeiten,« sondern in etwas concentrirterer Kochsalzlösung (z. B. 1 %), so tritt der Wasserstoffstillstand noch viel eher ein und zwar viel früher, als er bei Anwesenheit von Sauerstoff in der letzteren Lösung zu Stande gekommen sein würde.

Verschiedene Versuche, bei denen die Zellen in Oxyhämoglobinlösung oder reinem Blut lagen, ergaben das constante Resultat, dass die Bewegung noch lange (eine Stunde und mehr) fortbestehen blieb, nachdem alles Sauerstoffhämoglobin durch den Wasserstoffstrom reducirt schien. Es wurde bei diesen Versuchen regelmässig erst längere Zeit (eine Viertelstunde und länger) Wasserstoff durch die vor der Gaskammer gelegenen Theile des Apparates geführt, ehe die Gaskammer selbst in den Wasserstoffstrom eingeschaltet ward. Der Druck im Innern der Gaskammer war immer ansehnlich höher als der der Atmosphäre. Unter diesen Umständen, wo von Anfang an reiner Wasserstoff in die Kammer eintritt, brauchte man in der Regel nicht mehr als 10—15 Minuten lang Wasserstoff durchzuführen um alles Sauerstoffhämoglobin zu reduciren, das sich in dem, wie gewöhnlich unbedeckt, an der Unterfläche des Deckglases schwebenden Tropfen befand. Schon für das blosse Auge war zu dieser Zeit deutlich die bekannte Farbenveränderung eingetreten und mittelst des Mikroskops konnte man sich an den einzelnen Blutkörperchen von derselben überzeugen. Die Untersuchung mit dem Spectralapparat zeigte, dass die beiden anfangs sehr deutlich wahrnehmbaren Absorptionsbänder des Sauerstoffhämoglobins verschwunden waren. Dennoch hatte zu dieser Zeit die Stärke und Schnelligkeit der Bewegung nur wenig oder gar nicht abgenommen. Als etwas atmosphärische Luft in den Apparat gelassen wurde, erschienen die Absorptionsbänder des Sauerstoffhämoglobins sehr schnell wieder.

Zur Wiederbelebung aus dem Wasserstoffstillstand reicht Zufuhr von Sauerstoff in vielen Fällen aus. Hat man durch einen Strom reinen Wasserstoffgases die Flimmerbewegung, in Serum z. B., verlangsamt und mischt nun dem Wasserstoff plötzlich Sauerstoff bei, so beginnt bald an allen Stellen die Bewegung sich zu beschleunigen und die Am-

plitude der Schwingungen sich zu vergrössern. Ist die zugeführte Sauerstoffmenge sehr gering, so dauert es oft eine halbe Minute und länger, ehe die Beschleunigung sich bemerkbar macht. Auch tritt sie dann nicht mit einem Schlage, sondern allmählich ein. Eine Minute und mehr Zeit kann verstreichen, ehe die Wimpern wieder so schnell schlagen, wie vor dem Einleiten des Wasserstoffs. — Ist die zugeführte Sauerstoffmenge gross, so kann schon nach zehn Secunden eine ziemlich plötzliche Beschleunigung und Verstärkung der Bewegungen beginnen. Wenige Secunden später kann die Bewegung ihr Maximum erreicht haben, und hält sich nun, wenn fortdauernd genügende Sauerstoffmengen zugeführt werden, lange Zeit auf dieser Höhe. — Im Beginne der Sauerstoffeinwirkung beobachtet man gleichzeitig eine Vergrösserung der Excursionsweite und eine Steigerung der Frequenz. Wimpern, die bei der Verlangsamung in Wasserstoff eine hakenförmige Bewegung zeigten, nehmen dann zuweilen wieder die normale wellenförmige Bewegung an. Im Aussehen der Zellen ändert sich nichts.

Ist die Flimmerbewegung durch einen Wasserstoffstrom in Serum oder Kochsalz von 0,5 % völlig zur Ruhe gebracht, so hängt die Schnelligkeit der Wiederbelebung durch Sauerstoff von mehreren Umständen ab. Einmal nämlich von der Zeit, welche der Wasserstoffstillstand bereits gedauert hat und dann von der Menge des zugeführten Sauerstoffs. Stehen die Wimpern erst kurze Zeit (einige Minuten bis eine halbe Stunde) im Wasserstoffstrom still, so genügt eine sehr kleine Menge Sauerstoff, um sie wieder in Bewegung zu bringen. Sie erwachen um so später und um so langsamer, je länger sie schon im Wasserstoff stillgestanden haben und je geringer die Sauerstoffmenge ist. Führt man den Sauerstoff erst zu, nachdem der Wasserstoffstillstand mehrere Stunden lang gedauert hat, so muss man oft einige Minuten warten, ehe die Bewegung wieder beginnt. Ja, wenn nur sehr wenig Sauerstoff zugeleitet wird, kann es vorkommen, dass die Bewegung innerhalb der ersten Viertelstunde und vielleicht überhaupt nicht mehr erwacht. — Verdrängt man plötzlich den Wasserstoff durch reinen Sauerstoff, so kann man wenigstens, wenn die Zellen in Blut oder Blutserum liegen, sicher sein, selbst nach langer Dauer des Wasserstoffstillstandes, die meisten Zellen wieder in Bewegung zu bringen. Doch muss man auch hier mitunter Minuten lang warten. Nicht alle Wimpern fangen dann zu gleicher Zeit an, sich wieder zu bewegen. Einzelne beginnen mit einer sehr langsamen, grossen Schwingung, andere mit sehr kleinen, hakenförmigen Bewegungen, die allmählich grösser und frequenter werden. Selten erreichen die Bewegungen, wenn sie längere Zeit in Wasserstoff stillgestanden haben, eine bedeu-

tende Geschwindigkeit. Bei nicht wenigen Zellen steht schon ein paar Minuten nach dem Zutritt des Sauerstoffs die Bewegung wieder still. Regelmässig erwacht bei einzelnen Zellen die Bewegung selbst in reinem Sauerstoff nicht wieder. Ebenso wie der Sauerstoff wirkt auch kohlensäurefreie atmosphärische Luft auf den Wasserstoffstillstand. Noch häufiger misslingt die Wiederbelebung der Bewegung durch Sauerstoff, wenn die Zellen in etwas zu concentrirten Kochsalzlösungen (1% etwa) gelegen und schon längere Zeit im Wasserstoffstrom stillgestanden haben. Da man hier ausser dem hemmenden Einfluss des Wasserstoffs noch die schädliche Wirkung einer zu stark concentrirten Flüssigkeit hat, nimmt es nicht Wunder, dass Sauerstoffzufuhr allein zur Wiederbelebung nicht immer ausreicht. Und dasselbe gilt auch von den angeblich indifferenten Lösungen, wie Serum, Humor aqueus u. s. f., da diese, wie wir oben zeigten, fast immer etwas zu concentrirt sind. Auch wenn in diesen Flüssigkeiten die Flimmerzellen in reinem Wasserstoffstrom zur Ruhe kamen, ist dieser Stillstand nicht dem Wasserstoff allein zuzuschreiben. Diess geht daraus hervor, dass in den Fällen, wo Verdrängen des Wasserstoffs durch Sauerstoff allein nicht ausreicht, die Bewegung wieder zu erwecken, diess doch sofort geschieht, wenn man einen Tropfen Wasser, den Dampf von einer Säure, von Ammoniak, von Aether, Wärme, kurz irgend eins der Mittel dem Präparat zuführt, welche den in indifferenten oder zu concentrirten Lösungen »von selbst« eintretenden Stillstand aufheben. Ja, wenn der Wasserstoffstillstand nicht schon Stunden lang angehalten hatte, reichen in der Regel sogar, wie früher schon erwähnt, die letztgenannten Mittel allein zur Wiederbelebung aus, ohne dass es der Zufuhr von Sauerstoff bedürfte. Hierauf beruht es denn auch, dass der Wasserstoffstillstand später eintritt in alkalischem Serum als in den günstigsten Kochsalzlösungen, später in dreiprocentiger Zuckerlösung der eine Spur Alkali zugesetzt wurde als in reiner Zuckerlösung von 3%, später wenn dem Wasserstoffstrom beständig eine Spur Kohlensäure beigemischt, wird, u. s. f. Das Nähere hierüber wurde schon in früheren Abschnitten mitgetheilt. Die Flimmerbewegung kann sich also in einer sauerstofffreien Atmosphäre noch einige Zeit (bis mehrere Stunden) erhalten, wenn nur die Flüssigkeit in der die Zellen liegen eine passende Concentration, Reaction und Temperatur besitzt.

Ganz ähnlich wie in Wasserstoff verhalten sich die Zellen in einer Atmosphäre von kohlensäurefreiem Leuchtgas. Allmählich — meist im Verlauf einer oder mehrerer Stunden — tritt Stillstand ein, den Sauerstoffzufuhr aufhebt.

Lässt man den Wasserstoffstillstand bei Zellen die in Serum oder Kochsalz von 0,5 % liegen, sehr lange, etwa mehrere Stunden dauern, so gelingt die Wiederbelebung durch Wasser, Säuren, Alkalien, Wärme u. s. f. nicht, wenn Sauerstoff abgeschlossen bleibt. Unterbricht man dann aber den Wasserstoffstrom und lässt Luft in die Gaskammer eintreten, so erwacht die Thätigkeit der Zellen wieder.

Mischt man dem Wasserstoffstrom vor seinem Eintritt in die Gaskammer beständig eine Spur Sauerstoff bei, so erhält sich die Bewegung viel länger als in reinem Wasserstoff. Die Menge des beigemischten Sauerstoffs ist auf die Dauer der Bewegung von merklichem Einfluss. Im Allgemeinen hält die Bewegung um so länger an, je mehr Sauerstoff beigemischt wird, doch reichen schon kleine Mengen dieses Gases aus, um den Eintritt des Stillstandes lange hinauszuschieben. Ist die Menge des Sauerstoffs im Verhältniss zu der des Wasserstoffs sehr klein, so tritt der Stillstand bei weitaus den meisten Zellen früher ein, als er unter übrigens gleichen Umständen bei alleiniger Anwesenheit von atmosphärischer Luft eingetreten sein würde. Man kann schon nach ein paar Stunden, bei Anwendung von halbprocentiger Kochsalzlösung, die Mehrzahl der Zellen in Ruhe finden. Doch ist es mir nie gelungen alle Zellen still zu machen, wenn überhaupt noch etwas Sauerstoff in die Gaskammer gelangte.

Der günstige Einfluss des Sauerstoffs kann sich selbst dann noch äussern, wenn die Flimmerbewegung in indifferenten Lösungen in atmosphärischer Luft sich zu verlangsamen beginnt. Schickt man einen Strom reinen Sauerstoffgases durch die bis dahin mit atmosphärischer Luft gefüllte Kammer, so beschleunigen und verstärken sich binnen wenigen Secunden alle Bewegungen und können sich dann lange auf einer beträchtlichen Höhe erhalten. Auch bei Zellen, welche unmittelbar nach dem Anfertigen des Präparates schon eine verlangsamte Bewegung zeigen, bewirkt das Verdrängen der atmosphärischen Luft durch reines Sauerstoffgas eine Beschleunigung, oder falls schon Stillstand eingetreten war, ein Wiedererwachen der Bewegung. Doch erlischt bei ihnen nach einiger Zeit auch in reinem Sauerstoffgase die Bewegung.

Auch der Stillstand, welchen etwas zu concentrirte Kochsalzlösungen herbeiführen, ebenso der Wasserstillstand, wenn er erst seit sehr kurzer Zeit besteht, kann durch einen Strom von reinem Sauerstoffgas für kurze Zeit gehoben werden.

In einer Atmosphäre von reinem Sauerstoff scheint die Bewegung zuweilen etwas früher zu erlöschen als unter sonst gleichen Bedingungen bei Anwesenheit von Luft. Der einmal in reinem Sauerstoff ein-

getretene Stillstand kann aber niemals durch Luft oder irgend ein indifferentes Gas beseitigt werden; es hängt nur von der Beschaffenheit der Untersuchungsflüssigkeit ab, welche Mittel man zur Wiederbelebung wählen muss; bei indifferenten oder etwas zu concentrirten Lösungen also Wasser, Alkalien, Säuren, Wärme u. s. f.

Die in reinem Sauerstoff zur Ruhe gekommenen Flimmerhaare haben dasselbe Aussehen, wie die unter sonst gleichen Bedingungen in Wasserstoff oder in atmosphärischer Luft zur Ruhe gebrachten Zellen. Die Cilien stehen schräg nach vorn geneigt.

Dasselbe Verhalten gegen Wasserstoff und Sauerstoff, welches hier für die Flimmerzellen der Mund- und Rachenschleimhaut des Frosches geschildert wurde, zeigte auch die Flimmerbewegung vom Oesophagus, vom Herzbeutel des Frosches, die der Tracheal- und der Nasenschleimhaut des Kaninchens.

Ueber den Einfluss von Ozon habe ich keine Versuche angestellt.

VI. Einfluss von Aether, Alkohol und Schwefelkohlenstoff auf die Flimmerbewegung.

Nach den Angaben von Purkyne und Valentin [1]) hebt Schwefeläther in hundertfacher, Alkohol in zehnfacher Wasserverdünnung die Flimmerbewegung »in kürzerer oder längerer Zeit« auf. In Uebereinstimmung hiermit fand später Kölliker [2]), dass Alkohol und Aether auch auf die Bewegungen der Spermatozoen schädlich wirken. Claude Bernard [3]) endlich brachte den Oesophagus eines Frosches unter eine mit Aetherdämpfen gefüllte Glasglocke und sah, dass die Bewegung bald aufhörte, beim Aufheben der Glocke aber wieder begann. Diess Wenige ist, soviel ich weiss, Alles, was über die Einwirkung der genannten Stoffe auf die Flimmerbewegung bekannt ist.

Es lohnte sich, zu untersuchen, wie diese Körper wirken, wenn man sie als Gase den Flimmerzellen zuführt. Ich benutzte dazu wieder die früher beschriebene Gaskammer. Das Object hing auf der untern Fläche des Deckglases im Innern der Kammer. Mittelst eines capillar ausgezogenen Glasröhrchens ward ein Aether- oder Alkoholtropfen durch eine der seitlichen Mündungen auf den Boden der Gaskammer gebracht. Um das Einführen der Flüssigkeit durch die Mündung zu erleichtern, war eine der messingenen Ansatzröhren abgeschraubt worden. Ueber die an-

1) P. et V. De phaenomeno generali etc. p. 74. — R. W. H. Bd. I. pag. 512.
2) Ztschr. f. wiss. Zoologie Bd. VII. pag. 218.
3) Leçons sur les propriétés des tissus vivants. pag. 137. Paris 1866.

dere war ein Kautschukschlauch gezogen, dessen freies Ende ich in der Regel während der Beobachtung im Munde hielt, um — worauf es in diesen Versuchen oft ankommt — jederzeit einen beliebig starken Luftstrom durch die Kammer saugen zu können. Durch ein paar Tropfen Wasser wurde der Raum feucht gehalten.

Lässt man in dieser Weise Aether auf Flimmerzellen wirken, die der Rachenschleimhaut eines eben getödteten Frosches entnommen wurden, so beobachtet man Folgendes.

War die Flimmerbewegung in Serum oder in indifferenten Kochsalz- oder Zuckerlösungen langsamer geworden, stellenweise vielleicht ganz ausgelöscht, so erwacht sie beim Zutritt der Aetherdämpfe und kann zuweilen die normale Höhe fast wieder erreichen. Schon zehn bis zwanzig Secunden nach dem Einführen des Aethers beginnt, wenn der Aethertropfen gross war, die Bewegung mit starken, wellenförmigen Schlägen und in raschem, schnell das Maximum erreichenden Tempo. Wurde nur wenig Aether eingeführt, dann können die ersten Bewegungen sehr langsam sein, sind aber auch meist gross und wellenförmig und nehmen allmählich an Schnelligkeit zu. Im Aussehen der Flimmerzellen selbst ändert sich hierbei nichts. — Bringt man nun mehr Aether ein, so dass die Kammer beständig mit Aetherdampf gefüllt ist, so verlangsamt sich die Bewegung bald wieder, wobei aber die einzelnen Bewegungen meist gross und wellenförmig bleiben; schon nach zwei bis drei Minuten kann Stillstand im ganzen Präparat sein. Zugleich entsteht eine feinkörnige Trübung im Innern der Zellen und oft quellen dann hyaline Tröpfchen an der Oberfläche des Epithels, namentlich aus den sogenannten Becherzellen heraus. — Die Wimpern stehen in der Aetherruhe alle schräg nach einer Seite geneigt, ebenso wie das früher für andere Arten des Stillstandes beschrieben wurde.

Je langsamer der Aetherstillstand eingetreten ist, und je kürzere Zeit er angedauert hat, um so leichter ist es, ihn zu beseitigen. Man braucht dazu nur einen starken Strom atmosphärischer Luft durch die Kammer zu saugen: allmählich fangen dann die meisten Wimpern wieder an zu schlagen; erst sehr langsam, dann schneller. Die Trübung der Zellen nimmt hierbei wieder ab. Die Bewegungen erreichen aber, namentlich wenn sie schon einige Minuten lang still gestanden hatten, selten wieder eine bedeutende Grösse und Schnelligkeit. Sie bleiben oft hakenförmig. —

War die Aethereinwirkung so stark, dass Durchsaugen von Luft die Bewegung nicht wiedererweckt, so stehen die Zellen für immer still. Weder Säuren noch Alkalien, weder reines Wasser noch Salz-

lösungen beleben sie wieder. Säuren und Alkalien befördern vielmehr den Eintritt des Aetherstillstandes, wenigstens bei Zellen die in Iodserum oder indifferenten Salzlösungen liegen. Liess ich z. B. so lange Aether einwirken, bis die Bewegung auf etwa 5—8 Schläge in 5 Secunden verlangsamt war, so trat momentan Stillstand ein, als eine Spur von Ammoniakgas in die Kammer gesogen wurde. Dasselbe geschah, wenn statt des Ammoniaks schwache Essigsäuredämpfe angewendet wurden.

Hat man die Flimmerbewegung durch schwach wasserentziehende Mittel, z. B. Kochsalzlösung von 1,5 % bis 2 %, Zucker von 3 % oder verdünntes Glycerin verlangsamt oder zum Stillstand gebracht, so wirkt der Aether ebenfalls erst beschleunigend und wieder erweckend, bei längerer Einwirkung dann hemmend. Die Beschleunigung sowol als der darauf folgende Stillstand treten hier aber langsamer ein, als bei den ganz indifferenten Lösungen. Wie bei letzteren kann der Stillstand, wenn er vorsichtig herbeigeführt wurde, durch Verdrängen des Aetherdampfes mittelst atmosphärischer Luft aufgehoben werden. Gelingt diess nicht, dann können weder Säuren noch Alkalien, auch Wasser nicht die Bewegung wiederbeleben. — Erreicht die Concentration der Kochsalzlösung 2,5 % und mehr, so vermag Aether nicht zu beleben.

Von Belang ist es, dass der Aether ebenso wie auf Flimmerzellen die durch wasserentziehende Mittel zur Ruhe gebracht wurden, auch auf solche Zellen wirkt, welche durch Behandlung mit destillirtem Wasser, also unter Quellung still geworden sind. Auch im letzteren Falle belebt Aether die Bewegung wieder, wenngleich nicht so stark als unter den obengenannten Umständen. Bei fortdauernder Einwirkung tritt dann Stillstand ein, der gleichfalls durch einen starken Luftstrom zuweilen aufgehoben werden kann.

Minder deutlich ist das Stadium der Beschleunigung, wenn die Flimmerbewegung (in Iodserum) durch Ammoniakgas verlangsamt ist. Lässt man die Ammoniakdämpfe so lange einwirken, bis die Haare nur noch ungefähr drei bis fünf Schwingungen in fünf Secunden ausführen, und bringt man dann ein wenig Aether in die Kammer, so tritt eine höchst unbedeutende Beschleunigung ein, der sehr schnell Stillstand folgt. Letzteren kann man durch einen Luftstrom wieder aufheben. — Waren die Zellen durch das Ammoniak schon völlig zur Ruhe gekommen, so gelingt eine Wiederbelebung durch Aether selten und auch dann sind die Bewegungen nur sehr klein, mehr zitternd und von sehr kurzer Dauer. Nach Durchsaugen von Luft kann man dann durch Säuren den Stillstand fast ebenso leicht wieder aufheben, als wenn kein

Aether eingewirkt hätte; vorausgesetzt, dass man nicht viel Aether hatte einwirken lassen. —

Ebenso wie auf die durch Ammoniak wirkt nun der Aether auf die durch Säuren verlangsamte Flimmerbewegung: äusserst schwache Beschleunigung anfangs, die auch ganz fehlen kann, hierauf Stillstand, der durch Luft aufzuheben ist. Säurestillstand kann nur selten und immer nur sehr vorübergehend durch Aether beseitigt werden; meist aber durch Alkalien nach Verdrängung des Aethers durch Luft. — Die durch schwere Metallsalze vorsichtig erzeugte Flimmerruhe bleibt bei Zufuhr von Aether bestehen. —

Ganz übereinstimmend mit dem Aether wirken nun Alkohol und Schwefelkohlenstoff. Sie beschleunigen unter denselben Bedingungen wie der Aether die erlahmte Bewegung. Bei längerer Einwirkung machen sie Stillstand. Auch dieser Stillstand kann unter Umständen selbst nach Minuten langer Dauer durch einen Luftstrom aufgehoben werden. Vermag Luft allein nicht mehr diess zu thun, so helfen auch Säuren, Alkalien und reines Wasser nichts; ebenso wenig natürlich Aether. Die Veränderungen der Zellen bei der Einwirkung des Alkohols und des Schwefelkohlenstoffs sind ganz ähnlich denen, welche unter dem Einfluss des Aethers entstehen, Schwefelkohlenstoff macht die in Iodserum liegenden Zellen etwas glänzend; zugleich isoliren sich die Zellen von einander.

VII. Einfluss des Chloroforms auf die Flimmerbewegung.

Die Wirkung des Chloroforms unterscheidet sich wesentlich von der der drei ebenerwähnten Stoffe: es fehlt nämlich das Stadium der Beschleunigung. Unter allen Umständen beginnt die Bewegung sogleich sich zu verlangsamen, und sehr wenig Chloroformdampf genügt schon, um selbst eine vorher äusserst lebhafte Bewegung völlig zur Ruhe zu bringen. Beim Eintritt der Chloroformnarkose bildet sich in den (in Iodserum liegenden) Zellen eine äusserst feinkörnige, allmählich zunehmende Trübung. Die Kerne erscheinen als matte, pralle Bläschen mit deutlichem Kernkörperchen. Während der Narkose stehen die Wimpern, wie bei andern Formen des Stillstandes, alle schräg vorn übergeneigt.

Ebenso leicht wie die Bewegung durch Chloroform einschläft, ebenso leicht — schon nach ein paar Secunden — erwacht sie auch wieder, wenn man einen Strom reiner atmosphärischer Luft durch die

Gaskammer saugt. Die Zellen nehmen hierbei das normale Aussehen allmählich wieder an. Man kann bei einiger Vorsicht die Narkose ohne Gefahr für die Zellen eine Viertelstunde und länger anhalten lassen. An Iodserumpräparaten habe ich den Chloroformstillstand noch nach einer Dauer von 20 Minuten durch einen Luftstrom aufheben können.

Die Bewegungen sind beim Wiedererwachen von kurzem Stillstande erst sehr langsam (— die erste Schwingung dauert zuweilen drei Secunden —), aber fast immer sind sie gross und wellenförmig. Sie können binnen einer halben Minute ihre anfängliche Schnelligkeit wieder erreichen. — Man kann auch die Zellen wohl fünf- und mehrmal nacheinander chloroformiren und wieder erwecken, ohne dass die Bewegung dadurch bleibend geschwächt wird. Hierin unterscheidet sich die Chloroformnarkose vom Aether; nach mehrmals wiederholtem Aetherstillstande erreichen die Bewegungen keine grosse Höhe mehr. —

So leicht nun ein mässiger Grad von Chloroformnarkose durch Verdrängen des Giftes mittels atmosphärischer Luft aufgehoben werden kann, so unmöglich ist es, einen Chloroformstillstand zu beseitigen, der durch Luft allein nicht gelöst wird. Hier helfen weder Alkalien noch Säuren, weder Wasser noch Salzlösungen. Auch Aether, Alkohol und Schwefelkohlenstoff versagen ihren belebenden Einfluss.

VIII. Einfluss einiger Gifte auf die Flimmerbewegung.

Nach den bisherigen Erfahrungen giebt es kein Gift für die Flimmerbewegung. Die furchtbarsten Gifte sind nach Purkinje und Valentin selbst in starken Concentrationsgraden unschädlich: Blausäure und salpetersaures Strychnin z. B. haben nach den genannten Autoren weder in den gesättigtesten noch in der verdünntesten Lösung einen Einfluss auf die Bewegung bei Unio und Anodonta. Morphium aceticum und Extractum belladonnae ebensowenig. In gesättigter Lösung von salzsaurem Veratrin soll die Bewegung erst nach 10 Minuten aufgehört und in verdünnteren Lösungen sich unverändert erhalten haben. Die Anführung dieser Angaben, welche zum Theil auch von Sharpey bestätigt wurden, und denen, so viel mir bekannt, bisher nicht widersprochen worden ist, mögen hier genügen.

Meine eigenen Versuche, welche mit Veratrin, Curare, Strychnin, Atropin, Calabarextract an dem Flimmerepithel der Rachenschleimhaut des Frosches angestellt wurden, zeigten gleichfalls, dass diese Stoffe keine Gifte für die Flimmerbewegung sind. Hat man mit einem der genannten Körper — gleichviel in welcher Dosis — einen Frosch vergiftet, so bleibt die Flimmerbewegung unverändert bestehen, und

reagirt gegen alle äusseren Einflüsse wie die normale Bewegung. — Anders ist es natürlich, wenn man die Flimmerzellen direct in Lösungen der Gifte bringt. Aber auch hier zeigt sich, dass minimale Dosen ohne Einfluss sind. Die reinen Alkaloide verhalten sich wie andere alkalisch reagirende Stoffe, ihre Salze sich wie andere Salze. Concentration und Reaction bestimmen den Erfolg.

Bei einem bestimmten Concentrationsgrade, der sich von dem nicht giftiger neutraler Salze nicht entfernt, sind neutrale Lösungen jener giftigen Salze indifferent für die Flimmerbewegung. Concentrirtere Lösungen wirken wasserentziehend, schrumpfend, verdünntere zeigen die Wirkungen des Wassers um so deutlicher, je geringer der Salzgehalt wird. In sehr kleinen Mengen indifferenten Flüssigkeiten, wie Iodserum beigemischt, äussern die giftigen Salze keinen Einfluss. Diejenigen unter ihnen, deren wässerige Lösungen sauer reagiren, verhalten sich wie andere saure Salze. So z. B. das essigsaure Veratrin; diess bewirkt in einprocentiger wässeriger Lösung sofort Stillstand unter allen Erscheinungen der Essigsäure-Einwirkung. Die Zellen werden trübe, die Kerne deutlicher, die Wimpern stehen steif und schräg nach vorn geneigt. Führt man Ammoniakdämpfe über das Präparat, so erwacht die Bewegung wieder. — Neutralisirt man eine fünfprocentige Lösung von reinem essigsaurem Veratrin so weit mit Ammoniak, dass die Lösung nur noch kaum bemerkbar sauer reagirt, und bringt man dann ein Stückchen von einer frischen Rachenschleimhaut hinein, so erhält sich die Bewegung 10 Minuten lang und länger, bis schliesslich Stillstand mit den Zeichen des Essigsäure-Stillstandes eintritt.

Reagirt die wässerige Lösung des Giftes alkalisch, so verhält sie sich auch gegen die Flimmerbewegung genau so, wie Lösungen von andern alkalisch reagirenden Stoffen in entsprechender Concentration. Hat man z. B. frische Flimmerzellen in Kochsalz von 1% liegen lassen bis die Bewegungen sich bedeutend verlangsamt haben und bringt man dann in unmittelbare Nähe der Zellen in den Tropfen einige Krümel von reinem Veratrin, so bemerkt man nach einigen Secunden bis Minuten, dass auf den dem Gifte zunächst liegenden Zellen die Flimmerbewegung sich beschleunigt oder wiedererwacht. Allmählich erwachen bei weiterem Fortschreiten der Diffusion des Giftes auch weiter abgelegene Zellen wieder. Einen Veratrinstillstand konnte ich indessen auf diese Weise nicht erhalten, was bei der sehr geringen Löslichkeit des Giftes begreiflich ist. Auch die Beschleunigung war meist nur mässig; die Frequenz der wieder erwachten Bewegungen stieg in vielen Fällen nur auf zwei bis drei Schläge in der Secunde.

IX. Einfluss der Wärme.

Die über den Einfluss der Wärme auf die Flimmerbewegung bisher gesammelten Erfahrungen wurden bereits in der Einleitung erwähnt. Ich habe zunächst untersucht, welchen Einfluss Temperaturerhöhung auf die Bewegung hat, wenn diese bei gewöhnlicher Temperatur in verschiedenen Flüssigkeiten verlangsamt ist. — Die Verlangsamung, die in sogenannten indifferenten Flüssigkeiten allmählich eintritt, kann immer durch Wärmesteigerung gehoben werden, gleichviel ob diess Letztere schnell oder langsam erfolgt. Man beobachtet diess am besten mit Hilfe des heizbaren Objecttisches von Schultze. Der Tropfen, in dem das Präparat liegt, muss natürlich vor jeder Aenderung der Concentration geschützt werden. Diess geschieht am besten, wenn das Präparat in einem möglichst grossen Tropfen und mit einem Deckglase bedeckt, in einer feuchten Kammer untersucht wird. Man kann hierzu die Recklinghausen'sche, bequemer noch die oben beschriebene Gaskammer benutzen. Die Bedeckung mit einem Deckglase ist desshalb wünschenswerth, weil bei Erwärmung der mit Wasserdampf gefüllten Kammer sich leicht Wasserdämpfe auf dem Präparate niederschlagen und den Tropfen verdünnen. Das Präparat ist nämlich, worauf ich an einem andern Orte [1]) aufmerksam gemacht habe, wegen der beständigen Abkühlung durch das Objectiv, kälter als die übrigen Stellen der Kammer. Schützt man sich gegen diese Abkühlung z. B. durch Einschalten eines Elfenbeinstücks zwischen Tubus des Mikroskops und Objectiv, so wird die Bedeckung des Objects mit einem Deckgläschen unnöthig.

Erwärmt man mit Beachtung dieser Vorsichtsmaassregeln das Präparat allmählich auf dem heizbaren Objecttisch, so bemerkt man bald eine Beschleunigung der verlangsamten Bewegungen. Diese beruht vorzugsweise auf einer Verschnellung des Tempo's, weniger auf Vergrösserung der Excursionsweite. Die Bewegungen können unzählbar schnell werden und so bleiben, bis bei weiter fortgesetztem Heizen (1° in einer halben Minute) die Temperatur des Präparats eine Höhe von etwa 40° erreicht. Hier verlangsamt sich die Bewegung wieder, indem das Tempo langsamer, die Excursionsweite meist kleiner wird. Endlich stehen die Wimpern still in derselben schräg nach vorn geneigten Lage wie beim Stillstande in Wasserstoff, in Kohlensäure u. a. Die

1) Over warmtemetingen met Max Schultze's voorwerptafel. Zu: Nederl. archief voor genees-en natuurk. D. III. 1867. pag. 506. — S. auch: Ueber Wärmemessungen am Mikroskop. In Max Schultze's Archiv für mikr. Anat. Bd. 4. 1868.

oft ein wenig geschrumpften Zellenkörper zeigen deutlich eine schwache Trübung, auch wohl gelbliche Färbung.

Zu genaueren Bestimmungen der Temperatur, bei welcher der Wärmestillstand der Flimmerbewegung in indifferenten Lösungen eintritt, benutzt man, wegen der zahlreichen Fehlerquellen des heizbaren Objecttisches besser ein Luft- oder Wasserbad. Man bemerkt bald, dass ausser dem Temperaturgrade, welchem das Präparat ausgesetzt wird, auch die Dauer der Einwirkung von grossem Einfluss ist: denselben Effect, den man bei höheren Wärmegraden binnen einer oder weniger Minuten erhält, erreicht man bei etwas niedrigeren Wärmegraden in längerer Zeit. Wird die Temperatur sehr hoch, oder dauert die Einwirkung der Wärme sehr lange, so bleibt die Wärmestarre beim Abkühlen des Präparates bestehen. Bei schwächeren Graden der Einwirkung erwacht die Bewegung beim Abkühlen wieder.

Der erste Grad der Wärmestarre, welcher dadurch charakterisirt ist, dass die Bewegung beim blossen Abkühlen wiedererwacht, wird erreicht, wenn die Flimmerzellen einige Minuten oder länger auf 40° C. erwärmt werden. Er tritt aber schon bei einer Temperatur von 37°—38° ein, wenn dieselbe 15—20 Minuten oder noch länger auf die Zellen einwirkte. Bei höheren Wärmegraden tritt der erste Starregrad schneller ein, bei 42° bis 44° schon in wenigen Secunden bis Minuten. —

Der zweite Grad der Wärmestarre, aus welchem die Zellen beim blossen Abkühlen nicht wieder erwachen, wird beobachtet, wenn das Präparat nur eine oder wenige Minuten auf 45° und darüber erwärmt wird[1]. Etwas niedrigere Temperaturen führen erst nach länger fortgesetzter Einwirkung zum zweiten Starregrad. So erwachten noch Zellen beim Abkühlen wieder, wenn sie in dem geheizten Luftbade, die einen eine Stunde lang auf 35°—40° C., andere 20 Minuten auf 41°, wieder andere 10 Minuten auf 43—44° erwärmt wurden. Alle Zellen lagen bei diesen Versuchen in Kochsalzlösung von 0,5 % oder in Serum. Oft genug erwacht nur bei einer kleinen Anzahl Zellen die Bewegung beim Abkühlen wieder; die andern Zellen des nämlichen Präparates befinden sich im zweiten Grade der Wärmestarre.

Die Schnelligkeit des Wiedererwachens ist sehr verschieden: die Bewegungen kehren um so später zurück, je höher die Temperatur war und je länger sie eingewirkt hatte. Schnelles Abkühlen wirkt im Allgemeinen günstig. Zuweilen kehren aber auch hierbei die Bewe-

---

1) Die in der Einleitung citirten Angaben von Claude Bernard, wonach die Flimmerbewegung bis 50 oder 60° zunehmen und erst bei 80° ganz aufhören soll, können nur auf ganz groben Versuchsfehlern beruhen.

gungen sehr langsam, erst nach 5 bis 10 Minuten zurück. Hatte die Erwärmung nur kurze Zeit gedauert, und war die erreichte Temperatur nicht hoch (nicht über 44°) gewesen, so erhalten die Bewegungen im Beginn der Abkühlung, besonders während die Temperatur von 40° auf 35° sinkt, wieder eine höchst bedeutende Schnelligkeit und Stärke. Diese kann je nach der Schnelligkeit des Abkühlens mehr oder weniger lange bestehen bleiben. Sinkt die Temperatur schnell weiter auf die Höhe der Zimmertemperatur herab, so verlangsamen sich dann die Schwingungen wieder und sind schliesslich kleiner und schwächer, als sie zuvor bei der gleichen Temperatur waren. Macht man dieselben Zellen mehrmals hintereinander, aber jedesmal nur für sehr kurze Zeit, durch schnelles Steigern der Temperatur wärmestarr, so wird die Bewegung in den meisten Fällen merklich geschwächt und erreicht dann beim Abkühlen keine bedeutende Schnelligkeit mehr.

Das Wiedererwachen aus dem ersten Grade der Wärmestarre in indifferenten Flüssigkeiten wird befördert, wenn man Dämpfe von Ammoniak oder kohlensaurem Ammoniak über das Präparat streichen oder verdünnte Kalilösung zufliessen lässt. Zuweilen gelingt es auf diese Weise noch, Zellen wieder zu beleben, die bereits seit einer Viertelstunde auf die Zimmertemperatur abgekühlt und stillgeblieben waren; aber niemals werden dann die Bewegungen gross und frequent. Wasser, Säuren und Aether waren in diesen Fällen erfolglos. Sie brachten in der Regel die bereits wieder erwachten Bewegungen sofort zur Ruhe.

Liegen die Zellen, während sie der Einwirkung höherer Temperaturgrade ausgesetzt werden, nicht in indifferenten Lösungen, so verhält sich Manches anders. Hatte die Bewegung z. B. in stärkeren Kochsalzlösungen (1% bis 2%) nachgelassen oder aufgehört, so beschleunigt sie sich bei Steigerung der Wärme oder erwacht wieder. Die Wärmestarre tritt hier aber, wenn die Concentration die angegebenen Grenzen nicht überschreitet, bei derselben Temperatur ein, wie in indifferenten Lösungen. Abkühlung, unterstützt durch Verdünnung der Lösung, ruft die Cilienthätigkeit unter denselben Umständen wieder hervor wie da. — Anders ist es, wenn die Zellen in reinem Wasser oder in äusserst verdünnten Salzlösungen liegen. Hier tritt die Starre viel früher, zuweilen schon unter 35° ein, auch wenn rasch erwärmt wurde. Beim Abkühlen erwacht die Bewegung für einige Zeit wieder. Haben sich die Bewegungen in reinem Wasser schon merklich verlangsamt, was stets innerhalb der ersten 10 Minuten zu geschehen pflegt, so bewirkt schnelle Erwärmung keine Beschleunigung, sondern führt den Stillstand nur noch schneller herbei. —

Verlangsamung durch Alkalien (Ammoniakdämpfe z. B.) wird durch schnelle Erwärmung nicht selten aufgehoben und macht einer ansehnlichen Beschleunigung Platz. Niemals aber konnte durch Erwärmen ein Säurestillstand gehoben, oder auch nur der von der Säure bewirkten Verlangsamung Einhalt gethan werden.

Die meisten dieser Thatsachen können, wie auch das Meiste von dem, was in den vorigen Kapiteln über den Einfluss anderer Agentien mitgetheilt ist, auch ohne Hilfe des Mikroskops constatirt werden. Ich benutze dann die ausgeschnittene und mit vier Stecknadeln auf einem kleinen Korkplättchen aufgespannte Rachenschleimhaut des Frosches in toto und überzeuge mich von dem Vorhandensein und der Stärke der Flimmerbewegung durch die Beobachtung kleiner, auf die Oberfläche der Schleimhaut gebrachter Partikelchen. Am besten eignet sich zu letzterem Zwecke ein mit Serum oder halbprocentiger Kochsalzlösung angerührter feinkörniger Farbstoff, Zinnober z. B., von dem man einen kleinen Tropfen auf die Schleimhaut bringt und nun die Schnelligkeit misst, mit der die Farbstoffkörnchen sich fortbewegen. Will man genauer messen, so verfährt man nach der im nächsten Abschnitt ausführlicher zu besprechenden Methode. — Wenn sich auch auf diese Weise der völlige Stillstand der Wimperbewegung nicht sicher nachweisen lässt (s. oben), so sind doch im Allgemeinen Aenderungen in der Stärke der Bewegung leicht nachzuweisen und zu messen. — Taucht man nun die erst mit Kochsalz von 0,5% — 1% abgespülte Membran einige Secunden oder Minuten lang in eine gleichstarke Kochsalzlösung, die auf 35° — 40° C. erwärmt ist, so bemerkt man unmittelbar nach dem Herausheben der Membran, dass die Stärke der Bewegung gewaltig zugenommen hat, und nun beim Abkühlen wieder auf die anfängliche Höhe herabsinkt. — Taucht man die Membran einige Minuten lang in halbprocentige Kochsalzlösung von 40 — 44°, so findet man unmittelbar nach dem Herausheben der Membran an ihrer Oberfläche keine Strömung. Nach einigen Secunden beginnt dieselbe aber, erreicht vorübergehend eine bedeutende Stärke und sinkt weiter, gewöhnlich bis unter die anfängliche Grösse. — Wird die Schleimhaut nur eine halbe Minute lang in Kochsalz von 45° oder darüber versenkt, so sind die Zellen todt. — Taucht man die Flimmerhaut anstatt in Kochsalzlösung in erwärmtes Wasser, so zeigt sich, dass schon bei einer Temperatur von 30° — 35° C. die Strömung aufhört. Hatte die Einwirkung nur wenige Minuten lang gedauert, so stellt sich die Bewegung beim Abkühlen wieder her; nicht aber, wenn die Erwärmung in Wasser länger fortgesetzt wurde.

X. Einfluss der Elektricität auf die Flimmerbewegung.

In der Einleitung wurde bereits erwähnt, wie Kistiakowsky, entgegen den älteren Angaben von Purkinje und Valentin, fand, dass sowol der constante elektrische Strom als abwechselnd gerichtete Inductionsschläge eines du Bois'schen Schlittenapparates (ohne Helmholtz'sche Modification) die Flüssigkeitsströmung an der Oberfläche der flimmernden Rachenschleimhaut vom Frosch beschleunigten. Die Bedingungen, unter welchen die Elektricität einen beschleunigenden Einfluss ausüben könne, wurden jedoch nicht weiter untersucht; nicht einmal der Versuch wurde gemacht, zu ermitteln, ob der erregende Einfluss nur von Dichtigkeitsschwankungen des Stromes oder auch vom Strome in beständiger Dichte ausgeübt werde; ebenso blieb eine Reihe anderer wichtiger Fragen späterer Beantwortung überlassen. Im Folgenden soll diesem Mangel wenigstens einigermaassen abgeholfen werden.

Um den Einfluss der Elektricität am Mikroskop beobachten und gleichzeitig das Präparat der Einwirkung beliebiger anderer Agentien aussetzen zu können, bediene ich mich wieder der Gaskammer, indem ich dieselbe in der Weise mit den durch du Bois eingeführten unpolarisirbaren Elektroden in Verbindung bringe, dass die Thonspitzen der letzteren durch den Deckel der Kammer hindurch bis zum Präparat verlängert werden. Anstatt des für gewöhnlich gebrauchten Messingdeckels wird der auf pag. 333 erwähnte gläserne Deckel (Fig. 4 u. 5) angewendet. Die beiden seitlichen Durchbohrungen desselben, von denen jede einen Durchmesser von 2 — 3 Mm. besitzt, werden ausgefüllt mit Thon, der mit Kochsalzlösung von 1 % getränkt ist. Von jeder dieser Oeffnungen führt auf der inneren Seite des Deckels eine durch zwei schmale gläserne Schutzleisten gebildete Rinne in gerader Richtung bis an den Rand des Deckglases. Diese Rinnen werden gleichfalls mit Thon ausgefüllt, die Thonstreifen nach Belieben noch ein Stück weit auf die untere Seite des Deckglases verlängert und dann der zwischen beiden auf dem Deckgläschen bleibende Raum mit der Kochsalzlösung oder dem Serum gefüllt, in welches das Präparat zu liegen kommt.

Zur Beobachtung wähle ich meist einen 4 — 6 Mm. langen, 1 — 2 Mm. breiten Längsstreifen der Rachenschleimhaut vom Frosch, der senkrecht zur Richtung des elektrischen Stromes in der Mitte zwischen beiden Elektroden gelagert wird. Nachdem Letzteres geschehen, wird der Deckel auf die durch ein paar Tropfen feucht gehaltene Gaskammer aufgelegt und kann zur besseren Fixirung noch durch eine der früher

erwähnten Klammern angedrückt werden. Nun wird die Kammer unter das Mikroskop gebracht, so dass ein Stück des flimmernden Saumes im Gesichtsfeld ist. Hierauf werden die Thonspitzen der du Bois'schen Elektroden auf die aus den zwei seitlichen Durchbohrungen des Glasdeckels hervorragenden Thonpfröpfchen fest aufgesetzt und für gute Verbindung beider gesorgt. Die Drähte der Elektroden führen rückwärts zu einem du Bois'schen Schlüssel, von da durch eine Wippe zur secundären Spirale eines Inductionsapparates, oder zur constanten Kette.

Eine zweite Methode, nach welcher sich der Einfluss der Elektricität auf die Flimmerbewegung makroskopisch sehr bequem untersuchen und demonstriren lässt, besteht darin, dass man die Flimmerhaut horizontal ausspannt und die Schnelligkeit der Strömung an ihrer Oberfläche mit Hilfe eines durch die Strömung fortbewegten Signals misst. Diese Methode gestattet eine Reihe der wichtigsten Erscheinungen zu beobachten und giebt zugleich bequem in Zahlen ausdrückbare Resultate. Sie wurde schon von Kistiakowsky bei den meisten seiner Versuche benutzt, und ich habe mich ihrer gleichfalls häufig bedient. Von der ziemlich umständlichen Einrichtung, die Kistiakowsky seinen Versuchen gab, habe ich indessen keinen Gebrauch gemacht, sondern verfuhr folgendermaassen. Auf einem grösseren Objectträger von Spiegelglas war durch Aufkleben von Glasstreifen ein kleiner viereckiger Trog errichtet, der 40 Mm. lang, 20 Mm. breit und 4 Mm. tief war. In die beiden äusseren Viertel dieses Raumes wurden Korktäfelchen von 3 Mm. Dicke und 10 Mm. Breite eingelegt. Auf den Boden der beiden mittleren Viertel kam eine kleine, nur 2 Mm. dicke Glasplatte. Nachdem man nun den Trog mit Kochsalzlösung oder Serum bis zum Rande gefüllt hat, wird die Rachenschleimhaut eines Frosches herausgeschnitten und mit Hilfe von vier Stecknadeln zwischen den zwei Korktäfelchen im Glastroge der Länge nach ausgespannt. Man sorgt dafür, dass die Haut ungefähr zu ihrer normalen Länge ausgedehnt werde, und wenigstens in dem grössten Theile ihrer Breite glatt und eben liege. Letzteres erreicht man am leichtesten, wenn man in den mittleren Raum unter die Schleimhaut noch ein 2 Cent. langes, 1 Cent. breites und etwa 2 Mm. hohes Glasplättchen schiebt. — Nun bringt man die Elektroden an. Auch hier bediene ich mich ausschliesslich der unpolarisirbaren Elektroden von du Bois, welche vor den unpolarisirbaren Elektroden von Kistiakowsky und Stuart den grossen Vorzug haben, dass man den elektrischen Strom durch beliebig gelegene und beliebig ausgedehnte Stellen der Schleimhaut und in jeder Richtung schicken kann welche man will. Soll der Strom in der Längsrichtung durch die

Schleimhaut gehen, so werden die Thonspitzen auf die beiden an den Korkplättchen festgesteckten Enden der Schleimhaut aufgesetzt. Man sorgt, dass sie gut mit Salzlösung (von 0,5 — 0,75 %) getränkt seien und knetet die Spitzen recht fest. Letzteres muss wenigstens bei der oberen Elektrode immer der Fall sein, weil von dieser leicht durch die Thätigkeit der Wimperhaare, aber auch unter dem Einfluss starker elektrischer Entladungen Thonbröckel abgelöst und dann in schmutzigem Strome über die Oberfläche der Schleimhaut nach der unteren Elektrode fortgeführt werden. Man kann sich dagegen auch wohl schützen, indem man im Umkreise der oberen Elektrode das Flimmerepithel mit einem Glasstäbchen wegkratzt, und wenn man die Thonspitze nach dem Aufsetzen auf die Schleimhaut wieder so weit hebt, dass sie nur durch einen etwa 2 Mm. hohen Flüssigkeitskegel mit derselben noch in Verbindung bleibt. Sind die Elektroden vorläufig angebracht, so regulirt man den Stand der Flüssigkeit im Glastroge durch Zufügen oder Wegsaugen so, dass die Oberfläche der Schleimhaut mit einer äusserst dünnen Flüssigkeitslage eben bedeckt bleibt. Ist die Flüssigkeitslage dicker, so treten leicht Unregelmässigkeiten in der Bewegung des Signals ein.

Als Signal benutze ich ein 1,5 Mm. langes, 0,5 Mm. breites, an einem 15 Cent. langen Coconfaden genau vertical über der Mitte der Schleimhaut aufgehängtes Lacktröpfchen. Der Coconfaden wird von einer Klemme gehalten, die an einem Träger auf und nieder bewegt werden kann. Beim Aufsetzen des Signals senkt man die Klemme so weit, dass das Signal auf die Schleimhaut aufstösst; hierauf hebt man dann die Klemme wieder so weit, dass nur die Spitze des Lacktröpfchens noch die Oberfläche der Schleimhaut berührt, diese aber nicht drückt. In dieser Stellung wird die Klemme fixirt. Man kann dann das Signal, indem man den Coconfaden mit einer trocknen Pincette anfasst, ohne Nachtheil für die Zellen von der Schleimhaut abheben und wieder aufsetzen.

Es kommt nun darauf an, die Lage und Länge der Bahn zu bestimmen, welche das Signal durchlaufen soll. Diese Bahn muss in allen zu einer Reihe gehörenden Versuchen genau dieselbe sein. Man bemerkt nämlich sogleich, dass die Schnelligkeit, mit der das Signal fortbewegt wird, selbst auf einer ganz horizontal und faltenlos ausgespannten Schleimhaut an verschiedenen Stellen ziemlich verschieden ist. Denkt man sich die Schleimhaut der Länge nach in parallele Streifen von 0,5 Mm. Breite getheilt, so beträgt der Unterschied in der Schnelligkeit der Strömung an der Oberfläche zweier benachbarter Streifen zuweilen 10 % bis 20 %. Ebensowenig ist an allen Stellen

desselben Streifens die Bewegung immer gleich schnell. Man muss desshalb noch genauer verfahren als Kistiakowsky, der durch zwei quer über die Schleimhaut gelegte Glasfäden die Länge der zu durchlaufenden Bahn abgrenzte. Bei der Rana temporaria, welche ich fast ausschliesslich benutzte, bietet die Durchsichtigkeit der Rachenschleimhaut zur Erreichung des genannten Zweckes die besten Mittel. An den verschiedensten Stellen der Membran sieht man nämlich äusserst kleine Gruppen von Pigmentzellen, Blutgefässchen, auch Nervenstämmchen durchscheinen. Ich setze nun genau über, oder dicht oberhalb einer solchen Stelle — die kaum einen halben Millimeter im Geviert messen darf, und genau gemerkt werden muss — das Signal auf, und messe mit Hilfe eines Mälzl'schen Metronoms die Zeit, welche dasselbe braucht, um bis zu einem zweiten charakteristischen Puncte, etwa dem Rande eines Blutgefässes, zu gelangen. Hier angekommen, wird das Signal sogleich abgehoben und an die erste Stelle zurückversetzt. Mittels eines Zirkels misst man die Entfernung der beiden Puncte. Zu genauerer Beobachtung des zeitlichen Verlaufs der Veränderungen, welche die Schnelligkeit der Bewegung an einer bestimmten Stelle erleidet, muss man die vom Signal zu durchlaufende Strecke klein, nur wenige Millimeter lang, nehmen und das Signal, so wie es am Endpuncte der Bahn angelangt ist, schnell wieder an den Anfangspunct versetzen. Die Länge der Bahn betrug bei den meisten der folgenden Versuche nicht mehr als 3—4 Mm., und diese Strecke war durch eine unter die Membran geschobene, mit Bleistift auf einen weissen Papierstreifen gezeichnete Scala noch in einzelne Millimeter eingetheilt. Diese Scala war auf dem unter die Membran geschobenen Glasplättchen aufgeklebt und mit einem dünnen Streifen Deckglas bedeckt. Die Durchsichtigkeit der Membran erlaubt die einzelnen Theilstriche scharf zu sehen, und somit die Zeit zu messen, welche das Signal zum Durchlaufen jedes einzelnen Millimeters braucht. Das Glasplättchen mit der Scala wird unter der Schleimhaut so verschoben, dass der Anfangspunct der Bahn — etwa eine Gruppe Pigmentzellen — gerade auf einen Theilstrich zu stehen kommt. Findet man, dass das Signal in einigen unmittelbar hintereinander angestellten Proben genau dieselbe Bahn beschreibt, so kann der Versuch anfangen.

Bevor man indess mit der elektrischen Reizung beginnt, ist es nöthig, die Schnelligkeit des Signals eine Zeit lang zu messen. Diese Schnelligkeit ist nämlich, trotz der erwähnten Vorsichtsmaassregeln, in der ersten Zeit ziemlich wechselnd, gleichviel ob man den Trog mit Kochsalzlösung oder mit Serum gefüllt hat. Anfangs pflegt sie am grössten zu sein, nimmt im Verlauf einiger Minuten allmählich ab,

beschleunigt sich hierauf wieder, verlangsamt sich von Neuem, wird wieder schnell und diese Unregelmässigkeiten wiederholen sich nicht selten innerhalb der ersten Stunden fortwährend. Es ist sehr leicht, die Ursache dieser Störungen zu finden: sie liegt in der Schleimproduction der Membran. Die zahlreichen Becherzellen, welche zwischen den Flimmerzellen[1]) zerstreut sitzen, entleeren beständig ihren Inhalt in Form von Tröpfchen einer schleimig klebrigen, zuweilen auch körnigen Masse. Diese Tröpfchen quellen auf und bilden in kurzer Zeit einen dünnen membranartigen Ueberzug über die ganze Flimmerhaut. Hierdurch wird der Bewegung der Flimmerhaare ein bedeutendes mechanisches Hinderniss gesetzt. Wie man unter dem Mikroskop leicht constatiren kann, reiben sich die Spitzen der Flimmerhaare an dem sie bedeckenden schleimigen Ueberzuge, und werden an grossen und raschen Excursionen verhindert. Anfangs zwar, wenn die Schleimlage noch sehr dünn ist, wird sie durch die Thätigkeit der Cilien ziemlich rasch nach abwärts getrieben; am unteren Ende der Schleimhaut häuft sich dann schon innerhalb einiger Minuten ein dicker Wall von Schleim auf. Je mehr sich aber der schleimige Ueberzug der Membran verdickt — und das findet natürlich dicht am unteren Ende der Schleimhaut am schnellsten statt — um so mehr wird die Bewegung verlangsamt. Reisst dann die Schleimlage an einer Stelle ein, so beschleunigt sich die Bewegung vorübergehend, bis eine neue Schleimdecke da ist. Man kann die Bewegung willkürlich beschleunigen, wenn man z. B. mit einer spitzen Nadel oberhalb quer über die Schleimhaut wegfährt, und so den schleimigen Ueberzug zerreisst. Sogleich sieht man den Schleim wie einen zarten Schleier an der Oberfläche der Membran nach abwärts treiben. Oft kann man auch diesen Schleier geradezu mit der Pincette wegziehen und abheben. Dass die hiernach eintretende Beschleunigung der Bewegung nicht etwa Folge einer mechanischen Reizung der Membran durch den Druck der Nadel sei, ergiebt sich, von anderen Gegengründen zu schweigen, schon daraus, dass die Beschleunigung auch noch eintritt, wenn man den physiologischen Zusammenhang der von der Nadel berührten Stellen mit den unterhalb gelegenen vorher durch Schnitt oder Quetschung mit der Schärfe eines Messers aufgehoben hat.

---

1) Versuche, die ich bald weiter auszudehnen und mitzutheilen hoffe, ergeben, dass die Absonderung der Becherzellen unter gewissen Bedingungen durch elektrische Stromschwankungen bedeutend angeregt wird. Namentlich bei Reizung mit stärkeren Inductionsschlägen wird ein Theil der Zellmasse oft plötzlich ausgestossen. Bei wiederholter Reizung erschöpfen sich die Zellen aber rasch.

In der folgenden Tabelle I sind einige Messungen der Veränderungen aufgezeichnet, welche die Schnelligkeit der Strömung an der Oberfläche der frisch präparirten Schleimhaut untergeht. Die vom Signal durchlaufene Bahn war 3 Mm. lang; die Zeit, in welcher dieser Weg zurückgelegt wurde, ist in der zweiten Columne in Secunden angegeben; zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Beobachtungen liegen nur wenige Secunden, zwischen Nr. 1 und Nr. 2 jedoch mehrere Minuten. Unmittelbar vor jeder der mit einem Stern versehenen Beobachtungen wurde der schleimige Ueberzug der Membran oberhalb der beobachteten Strecke mit einer scharfen Nadel durchgeschnitten; vor Nr. 64 wurde der Schleim ausserdem noch mit einer Pincette weggezogen.

Tabelle I.

Nr. der Beobachtung.	Zeit in Secunden.	Nr. der Beobachtung.	Zeit in Secunden.	Nr. der Beobachtung.	Zeit in Secunden.
1	12	27	18	* 53	12
2	15	28	17	54	14
3	16	29	18	55	16
4	16	30	18	56	18
5	17	31	20	57	18
6	17	32	21	* 58	14
7	18	33	18	59	13
8	18	34	18	60	14
9	18	35	18	61	15
10	18	* 36	12	62	18
11	19	37	13	63	18
12	22	38	15	* 64	9
13	21	39	15	65	9
14	22	40	15	66	8
15	21	41	19	67	10
16	23	42	20	68	13
17	16	43	20	69	16
18	16	44	16	70	18
19	19	45	17	71	18
20	16	46	18	* 72	10
21	17	47	19	73	12
22	19	* 48	13	74	15
23	16	49	14	75	17
24	17	50	15	76	17
25	18	51	17	77	20
26	18	52	17	78	20

Der Einfluss, welchen die Durchschneidung der Schleimdecke auf die Geschwindigkeit des Signals ausübt, springt deutlich in die Augen.

Bei Membranen, die mehrere Stunden ausgespannt gelegen haben, und wiederholt vom Schleim befreit wurden, wird die Schnelligkeit der Strömung allmählich ziemlich constant; die reiche Schleimproduction hört auf: die Becherzellen erschöpfen sich. Nicht alle Schleimhäute verhalten sich übrigens gleich. Manche[1]) produciren von Anfang an auffallend wenig Schleim, und die mikroskopische Untersuchung zeigt dann auch, dass die Anzahl der Becherzellen auffallend gering ist. Solche Membranen eignen sich am meisten zu Versuchen. Bei reichlicher Production von Schleim muss man, um brauchbare Zahlen zu gewinnen, beständig für Entfernung desselben sorgen, oder warten bis die Schleimbildung nachlässt. Noch nach zwei Tage langem Liegen und später sind die ausgespannten und während dieser Zeit vor Verdunstung geschützten Schleimhäute zu Versuchen brauchbar.

Ausser den Veränderungen, welche in Folge der Schleimproduction in der Schnelligkeit der Bewegung eintreten, scheinen nun häufig noch andere vorzukommen, deren Ursache nicht nachweisbar ist. Bei der Beobachtung im Mikroskop sieht man nämlich, wenn die Bewegung schon nachgelassen hat, deutlich, dass auf einer einzelnen Zelle oder auf einer kleinen Gruppe von Zellen die Bewegung sich periodisch verschnellt. Die Perioden, in denen dieses geschieht, sind zuweilen ziemlich regelmässig, von mehrere Secunden bis mehrere Minuten langer Dauer; die Verschnellung hält aber in der Regel nur einige Secunden an, und ist selten bedeutend. Niemals scheinen diese Schwankungen isochronisch auf einer grösseren Strecke der Schleimhaut vorzukommen, und diess ist wahrscheinlich der Grund, dass sie sich nicht deutlich bemerkbar machen, wenn man, wie nach der zweiten der oben beschriebenen Methoden die Schnelligkeit der Strömung makroskopisch untersucht. Nur bei elektrischer Reizung unter dem Mikroskop könnte ihre Nichtbeachtung zu Irrthümern Veranlassung geben.

Endlich ist bei diesen Versuchen, ganz besonders bei denen, die nach der zweiten Methode angestellt werden, auf die Zimmertemperatur zu achten. Es ist wünschenswerth, dass die Temperatur während jeder Versuchsreihe constant bleibe. Aendert sich die Zimmerwärme inner-

---

1) Diess scheinen besonders die Schleimhäute von solchen Fröschen zu sein, die unter den günstigsten Bedingungen gelebt und frisch eingefangen sind. Bei Fröschen dagegen, die längere Zeit in der Gefangenschaft, in schlechtem Wasser, oder zu trocken aufbewahrt waren, fand ich meist enorme Massen von Becherzellen, oft in Gruppen von 3 bis 5 dicht beieinander. Sie übertrafen zuweilen die Flimmerzellen an Zahl.

halb kürzerer Zeit um einige Grade, so macht sich diess fast immer durch eine entsprechende Veränderung in der Schnelligkeit der Bewegung bemerkbar. Ja, anfangs schien es mir sogar fraglich, ob nicht in den Versuchen von Kistiakowsky die während des Tetanisirens mit abwechselnd gerichteten Inductionsschlägen und während des Durchführens eines starken constanten Stroms beobachtete Beschleunigung der Bewegung nur auf Erwärmung der einen starken Widerstand bietenden Membran durch den Strom beruht habe. In der That findet hierbei eine schon mit groben Hilfsmitteln nachweisbare Erwärmung statt. Man braucht nur die Kugel eines gefühligen Quecksilberthermometers auf die ausgespannte Rachenschleimhaut zu legen: beim Tetanisiren der Membran steigt das Quecksilber sofort. Abwechselnd gerichtete Inductionsschläge eines von 2 Daniell'schen Elementen getriebenen Schlittenapparats du Bois'scher Construction (ohne Helmholtz'sche Abänderung) bewirkten bei 0 Mm. Rollenabstand und möglichst raschem Gang des Unterbrechers, dass das Quecksilber innerhalb der ersten Minute um etwa 1° C. und innerhalb der nächsten drei Minuten noch um weitere 2° stieg; bei langsamerem Gang des Hammers oder bei grösserem Rollenabstande betrug natürlich die Erwärmung in gleicher Zeit weniger. Hört man auf zu tetanisiren, so sinkt das Quecksilber im Lauf einiger Minuten wieder auf die anfängliche Höhe zurück. Diesen Temperaturveränderungen der Membran, welche, vor Allem wegen der ungünstigen Lagerung des Thermometers, durch letzteren offenbar viel zu klein angegeben werden, mussten natürlich Veränderungen in der Stärke der Flimmerbewegung entsprechen. Sie liessen sich auch leicht durch Beobachtung des Signals nachweisen. Die gefundenen Zahlen stimmten mit den von Kistiakowsky angegebenen sehr gut überein. Weder aus ihnen noch aus denen von Kistiakowsky liess sich aber entscheiden, ob die beobachteten Veränderungen der Bewegung ausser auf thermischen auch noch auf anderen Wirkungen der Elektricität beruhten. Eben so wenig bewiesen die Zahlen in Kistiakowsky's Versuchen über die Einwirkung des constanten Stroms einen specifischen Einfluss der Elektricität. Man sah aus denselben nicht, ob die Erregung, deren Ausdruck die Verstärkung der Bewegung ist, allmählich oder plötzlich eintrat, ob sie, so lange der Strom durchging zunahm, gleichblieb, oder sich verminderte. Die während der Dauer des Durchströmens gefundene Zunahme der mittleren Schnelligkeit des Signals konnte auf allmählicher Erwärmung, die nach der Oeffnung beobachtete Abnahme auf allmählicher Abkühlung der Membran beruhen. Nur die auf Tab. III von Kistiakowsky zusammengestellten Versuche, bei denen der constante Strom während mehrerer

aufeinanderfolgender Beobachtungen geschlossen blieb, sprechen dafür, dass nicht der Erwärmung allein die beobachtete Beschleunigung zuzuschreiben sei. Auf diese Versuche, deren Werth Kistiakowsky übersehen zu haben scheint, kommen wir indessen später zurück.

Obschon sich nun im Verlauf dieser Untersuchung bald eine Reihe von Thatsachen herausstellte, aus denen ein specifischer Einfluss der Elektricität klar hervorging, unterliess ich doch nicht, einige Versuche über den Einfluss der Erwärmung auf die Schnelligkeit der Bewegung des Signals anzustellen. Ich bestimmte die Beschleunigung der Bewegung, welche eintrat, wenn die Membran einmal durch Tetanisiren mit Inductionsströmen und dann wenn sie mit Hilfe eines untergeschobenen Platin- oder Kupferstreifens erwärmt wurde. Der Grad der Erwärmung wurde nach derselben, freilich sehr rohen Methode wie oben, mit Hilfe eines an die Schleimhaut angelegten Quecksilberthermometers gemessen. Die Kugel desselben lag auf der intrapolaren Strecke und zwar so, dass sie bei Erwärmung der Membran durch den untergeschobenen Metallstreifen von der kühlsten Stelle des letzteren noch um einen halben Centimeter entfernt war, während die vom Signal durchlaufene Strecke gerade über dem Metallstreifen lag, also der Erwärmung viel mehr ausgesetzt war. Es zeigte sich, dass bei gleich hoher und gleich schneller Temperatursteigerung die Bewegung viel mehr beschleunigt wurde wenn die Temperaturerhöhung der Membran durch elektrische Ströme als wenn sie durch Erwärmen des Metallstreifens zu Stande gebracht worden war. Dieselbe Beschleunigung des Signals welche eintrat, als beim Erwärmen des Metallstreifens der Thermometer in den ersten drei Minuten um 5° stieg, wurde in dem unmittelbar vorausgehenden und dem darauf folgenden Versuche beobachtet, als die Temperatur unter dem Einfluss abwechselnd gerichteter Inductionsschläge in der gleichen Zeit nur um 0,2° stieg. Waren die Inductionsschläge so schwach oder folgten sie sich so langsam, dass das Quecksilber im Thermometer nicht stieg, so konnte doch gleichzeitig sehr starke Beschleunigung der Bewegung vorhanden sein. Auf der andern Seite konnte durch schnelles oder langsames Erwärmen des Metallstreifens die Temperatur der Membran merklich, wenn schon wenig, erhöht werden ohne dass die Bewegung verstärkt wurde. Hiernach scheint nur bei Anwendung von starken, rasch aufeinander folgenden Inductionsschlägen oder nach längerem Durchfliessen eines starken constanten Stromes eine Einmischung der thermischen Wirkungen der Elektricität zu fürchten.

Nachdem ich mich durch diese vorläufigen Versuche überzeugt hatte, dass die Elektricität, auch abgesehen von der Erwärmung, einen erregenden Einfluss auf die Flimmerbewegung ausüben könne, schien es vor Allem nöthig, zu untersuchen ob nur Dichtigkeitsschwankungen des elektrischen Stroms oder ob auch der Strom in beständiger Dichte erregend wirke. Die weiteren Fragen ergaben sich dann von selbst.

Wir beginnen mit der Schilderung des Einflusses, welchen ein einzelner Inductionsschlag auf die Flimmerbewegung ausübt.

Schickt man durch Flimmerzellen, deren Bewegung sich nach längerem Liegen in Serum, Humor aqueus oder Kochsalzlösung von 0,5 % bis 1 % verlangsamt hat, einen einzelnen kräftigen Inductionsschlag, so findet Erregung statt. Diese äussert sich als eine anfangs zunehmende, dann langsam wieder abnehmende Beschleunigung und Verstärkung der Bewegung. Standen die Cilien vorher ganz still, so kann in Folge der Reizung die Bewegung wieder erwachen; es folgt dann eine Reihe von Schwingungen, deren Frequenz und Grösse anfangs zu- und später wieder abnimmt. Der einzelne Reiz löst also nicht, wie man etwa hätte erwarten können, eine einzelne Schwingung oder Zuckung des Flimmerhaars aus, sondern erhöht nur die rhythmische Thätigkeit der Cilien, wenn sie in Abnahme begriffen, oder erweckt sie für einige Zeit wieder, wenn sie bereits erloschen war. Grösse und Verlauf der Erregung hängen, wie sich aus den sogleich zu beschreibenden Versuchen ergiebt, von der Grösse und Schnelligkeit der Dichtigkeitsschwankung des reizenden Stromes, und ausserdem von dem Zustand der Flimmerzellen vor der Reizung ab.

Versuch I. Die Reizung geschieht innerhalb der Gaskammer unter dem Mikroskop. Von den Elektroden führen Drähte zu den Polen der secundären Spirale eines du Bois'schen Schlittenapparats. In den Kreis des primären Stroms, der von vier Daniell'schen Elementen erzeugt wird, ist ein Quecksilbernäpfchen eingeschaltet, in welchem mit Hilfe eines an der Spitze amalgamirten Kupferdrahts der Strom geschlossen und unterbrochen wird. Ein dünner Streifen der Rachenschleimhaut eines eben getödteten Frosches liegt in Kochsalzlösung von 1 % zwischen den Elektroden. Nach viertelstündigem Liegen sind die Bewegungen bedeutend kleiner nnd langsamer geworden. An der zur Beobachtung ausgesuchten Stelle machen die Cilien 12 Schwingungen in 5 Secunden. Es wird nun der Einfluss des Schliessungs- und Oeffnungsschlags bei verschiedenen Rollenabständen untersucht.

a. 0 Cent. Rollenabstand.

Schliessung. Nach einigen Secunden deutliche, obschon geringe

Verschnellung, die anfangs zunimmt, nach 5—10 Secunden allmählich wieder nachlässt.

Oeffnung. Innerhalb der ersten Secunde kein Einfluss bemerkbar. Hierauf ziemlich plötzlich starke, rasch zunehmende Beschleunigung, verbunden mit Vergrösserung der Excursionen. Am Ende der zweiten Secunde sind die einzelnen Schwingungen nicht mehr zu unterscheiden; sie bleiben etwa 10 Secunden lang unzählbar, verlangsamen und verkleinern sich hierauf allmählich und haben nach Verlauf von einer Minute ungefähr die anfängliche Frequenz wieder erreicht.

b. 1 Cent. Rollenabstand.

Alles ebenso wie bei *a*.

c. 2 Cent. Rollenabstand.

Schliessung wirkt sehr wenig.

Oeffnung. Erst in der dritten Secunde merkbare Beschleunigung. Noch innerhalb der dritten Secunde werden die Bewegungen unzählbar schnell. Nach Verlauf von einer halben Minute (vom Moment der Oeffnung an) hat die Bewegung wieder die anfängliche Grösse.

d. 3 Cent. Rollenabstand.

Schliessung. Kein deutlicher Erfolg.

Oeffnung. Beginn der Beschleunigung in der vierten Secunde. Im Lauf der nächsten Secunden werden die Bewegungen zwar unzählbar schnell, sind aber noch einzeln zu unterscheiden. Nach 20 Secunden wieder die anfängliche Frequenz.

e. 3,5 Cent. Rollenabstand.

Schliessung. Kein Einfluss.

Oeffnung. Wie in *d*; doch ist die Gesammtdauer der Erregung kürzer, etwa 15 Secunden.

f. 4 Cent. Rollenabstand.

Schliessung. Kein Effect.

Oeffnung. Nach 4 Secunden erst deutliche Beschleunigung und Verstärkung. Nach 10 Secunden wieder wie zu Anfang.

g. 4,5 Cent. Rollenabstand.

Schliessung. Kein Erfolg.

Oeffnung. In den ersten fünf Secunden keine deutliche Veränderung. Darauf eine geringe anfangs wachsende, dann wieder abnehmende Beschleunigung. Gesammtdauer der Erregung höchstens 10 Secunden.

h. 0 Cent. Rollenabstand.

Schliessung. Nach einigen Secunden deutliche Beschleunigung, die binnen 10 Secunden wieder aufhört.

Oeffnung. In der zweiten Secunde plötzlich starke Beschleunigung. In der dritten Secunde sind die einzelnen Schläge schon nicht mehr zu unterscheiden. Im Laufe einer Minute kehrt allmählich die anfängliche Schnelligkeit zurück.

i. 4 Cent. Rollenabstand.

Schliessung. Kein Erfolg.

Oeffnung. Erst nach 4—5 Secunden geringe Beschleunigung; nach 10 Secunden wieder wie zu Anfang. — Hierauf wird bei demselben

Rollenabstand dreimal rasch hintereinander geschlossen und geöffnet: starke Beschleunigung. Nach 5—6 Secunden sind einzelne Schläge nicht mehr zu unterscheiden. Im Lauf der nächsten Minute allmähliche Abnahme.

k. 0 Cent. Rollenabstand.

Schliessung. Nach einigen Secunden geringe aber deutliche Beschleunigung, die sich im Lauf von 15 Secunden wieder verliert.

Oeffnung. Noch innerhalb der ersten Secunde starke Beschleunigung, die fast eine Minute anhält.

l. 4 Cent. Rollenabstand.

Schliessung. Kein Erfolg.

Oeffnung. Nach etwa 5 Secunden deutliche, ziemlich starke Beschleunigung, die 10—15 Secunden lang anhält.

m. 0 Cent. Rollenabstand.

Wie in *k*, die Beschleunigung nach der Oeffnung hält jedoch länger, fast zwei Minuten lang an.

n. 4 Cent. Rollenabstand.

Wie in *l*; doch ist die Gesammtdauer der Erregung nach der Oeffnung etwas länger.

Aus diesem Versuche geht hervor, dass mit der Stärke der Inductionsschläge die Grösse und Dauer der Erregung zunimmt. Wie man sieht, dauerte es merkliche Zeit, ehe eine Beschleunigung bemerkbar wurde. Diese Zeit, die man als Zeit der latenten Erregung bezeichnen kann, ist um so kürzer, je stärker der Inductionsschlag war. Sie kann bei sehr starken Reizen für die Wahrnehmung zu klein werden. Als ich mit dem Oeffnungsschlag eines grossen Ruhmkorff'schen Apparats reizte, dessen primäre Spirale mit 4 grossen Grove'schen Elementen in Verbindung stand, schien die Beschleunigung im Moment der Reizung einzutreten. Dasselbe kann man auch bei Gebrauch eines kleinen Ruhmkorff's oder eines du Bois'schen Schlittenapparats beobachten, wenn man den primären Strom stark genug macht. Wie kurz die Dauer der latenten Reizung werden könne, lässt sich wegen der Unvollkommenheit unserer Hilfsmittel nicht entscheiden. Aus demselben Grunde lässt sich auch nicht mit Bestimmtheit behaupten, ob die Erregung bei Reizung von noch in Bewegung begriffnen Cilien in der ersten Zeit wirklich latent, oder ob sie nur für die grobe Wahrnehmung zu gering sei. Ich möchte auf Grund von Versuchen mit schwachen Oeffnungsschlägen das Erstere annehmen. Stuft man die Stärke der Schläge, z. B. durch Entfernen der secundären Spirale von der primären, mehr und mehr ab, so wird auch das Stadium der latenten Reizung immer länger, und es kann endlich 7 Secunden und mehr dauern,

ehe man eine Aenderung der Bewegung wahrnimmt. In verschiedenen Versuchen, wo später deutliche Beschleunigung eintrat, fand ich die Frequenz der Schwingungen in den ersten fünf Secunden nach der Reizung eben so gross als in den fünf vorangegangenen. Auch eine Aenderung in der Grösse der Excursionen war nicht wahrzunehmen. Standen die Cilien vor der Reizung ganz still, so konnten mehrere Secunden verfliessen ehe merkbare Bewegungen begannen, und bei Reizung mit noch schwächeren Schlägen blieben die Cilien in Ruhe stehen.

Auf das Stadium der latenten Reizung folgt ein Stadium, in welchem die Schnelligkeit und Stärke der Bewegung bis zu einem Maximum zunimmt. Es kann als Stadium der steigenden Energie bezeichnet werden. Das Maximum bis zu welchem die Schnelligkeit steigt, liegt bei starken Reizen höher als bei schwachen. Die Zunahme der Schnelligkeit erfolgt um so rascher je stärker der Reiz war. Nur bei schwachen Inductionsschlägen lässt sich indess durch Beobachtung mit dem Mikroskop bestimmen, wann ungefähr die Bewegung das Maximum der Schnelligkeit erreicht habe. Sie bedarf hierzu immer einer Reihe von Secunden. Bei starken Schlägen werden binnen einer oder zwei Secunden die Schwingungen so schnell, dass sie einzeln nicht mehr zu unterscheiden, eine weitere Zunahme der Schnelligkeit also nicht zu erkennen ist. — Ebenso kann man nur in den Fällen, wo während der Dauer des Maximums der Schnelligkeit die einzelnen Schläge noch sichtbar bleiben, also im Allgemeinen bei schwächeren Reizen, mit dem Mikroskop entscheiden, wann die Schnelligkeit abzunehmen beginnt, und wie lange etwa das Stadium — es möge das Stadium der sinkenden Energie heissen — dauert, in welchem die Bewegung vom Maximum bis auf ihre anfängliche Höhe zurückkehrt. Dass alle diese Zeitbestimmungen noch ziemlich ungenau sind, ist selbstverständlich. So viel lässt sich aber feststellen, und geht aus Versuch I schon hervor, dass die Dauer des Stadiums der sinkenden Energie bei schwachen Reizen kürzer ist als bei starken. Auch die Gesammtdauer der Erregung beträgt um so weniger, je schwächer der Reiz war. Ist die Schnelligkeit auf der anfänglichen Höhe wieder angekommen, so pflegt sie, falls die übrigen Bedingungen sich inzwischen nicht verändert haben, zunächst nicht weiter zu sinken.

Der grösste Theil der durch Beobachtung im Mikroskop gewonnenen Resultate lässt sich bestätigen, wenn man nach der zweiten der oben beschriebenen Methoden die Geschwindigkeiten eines über die flimmernde Schleimhaut geführten Signals misst. Diese Methode giebt ausserdem über die Grösse, über die Gesammtdauer und über einzelne

Puncte des Verlaufs der Erregung genauere Auskunft. Ich lasse hier einen Versuch folgen.

Versuch II. Frische Rachenschleimhaut vom Frosch, in dem mit halbprocentiger Kochsalzlösung gefüllten Glastrog ausgespannt. Die vom Signal durchlaufene Bahn ist 2 Mm. lang und liegt ungefähr in der Mitte zwischen beiden Elektroden. Die Zeit, welche zum Durchlaufen des ersten und des zweiten Millimeters gebraucht wird, ist mit Hilfe eines Mälzl'schen Metronoms gemessen, welcher Drittelsecunden angiebt. Die Thonspitzen der unpolarisirbaren Elektroden sind in einem Abstand von 1,5 Cent. oben und unten auf die Schleimhaut aufgesetzt. Sie sind in Verbindung mit der secundären Spirale des Schlittenapparats. Der primäre Strom wird von 4 grossen Grove's geliefert. Schliessung und Oeffnung geschehen mit Hilfe eines Quecksilbernäpfchens und zwar in dem Moment, wo das Signal vom Anfangspunct seiner Bahn abgeht.

Tabelle II.

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Rollenabstand.	Zeit in Drittelsecunden für den ersten Millimeter.	Zeit in Drittelsecunden für den zweiten Millimeter.
1	11 h. 52′	—	—	8	7
2	—	—	—	8	7
3	—	—	—	8	7
4	—	—	—	8	7
5	—	—	—	8	8
6	—	—	—	8	8
7	—	—	—	8	8
8	—	—	—	9	8
9	—	—	—	9	9
10	—	—	—	9	9
11	—	—	—	9	9
12	—	—	—	9	9
13	11 h. 57′	Schliessung	0 Mm.	9	7
14	—	—	—	7	7
15	—	—	—	8	8
16	—	—	—	9	8
17	—	—	—	8	8
18	—	—	—	8	8
19	—	—	—	9	9
20	12 h.	Oeffnung	0 Mm.	8	5
21	—	—	—	5	5
22	—	—	—	6	6
23	—	—	—	7	7
24	—	—	—	7	7
25	—	—	—	8	8

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Rollenabstand.	Zeit in Drittelsecunden für den ersten Millimeter.	für den zweiten Millimeter.
26	—	—	—	8	8
27	—	—	—	8	8
28	—	—	—	9	9
29	—	—	—	9	10
30	—	—	—	9	9
31	—	—	—	9	8
32	—	—	—	8	8
33	—	—	—	8	9
34	12 h. 5′	Schliessung	0 Mm.	9	7
35	—	—	—	7	7
36	—	—	—	7	7
37	—	—	—	7	8
38	—	—	—	8	8
39	—	—	—	8	8
40	—	—	—	8	8
41	12 h. 9′	—	—	9	9
42	—	—	—	9	9
43	—	—	—	9	10
44	—	—	—	9	9
45	—	—	—	9	9
46	12 h. 12′	Oeffnung	0 Mm.	8	5
47	—	—	—	5	5
48	—	—	—	5	5
49	—	—	—	5	5
50	—	—	—	6	6
51	—	—	—	7	7
52	—	—	—	7	7
53	—	—	—	7	8
54	—	—	—	8	8
55	—	—	—	8	9
56	—	—	—	9	9
57	—	—	—	9	10
58	—	—	—	9	9
59	—	—	—	9	8
60	—	—	—	9	9
61	12 h. 25′	Schliessung	30 Mm.	9	7
62	—	—	—	7	7
63	—	—	—	7	7
64	—	—	—	8	8
65	—	—	—	8	9
66	—	—	—	9	9
67	—	—	—	10	10
68	—	—	—	10	10
69	—	—	—	9	10

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Rollenabstand.	Zeit in Drittelsecunden für den ersten Millimeter.	für den zweiten Millimeter.
70	12 h. 30′	Oeffnung	30 Mm.	8	5
71	—	—	—	5	6
72	—	—	—	6	6
73	—	—	—	7	7
74	—	—	—	8	8
75	—	—	—	8	8
76	—	—	—	8	9
77	—	—	—	9	9
78	—	—	—	9	9
79	—	—	—	9	9
80	—	—	—	9	9
81	12 h. 35′	Schliessung	30 Mm.	9	7
82	—	—	—	7	6
83	—	—	—	7	7
84	—	—	—	7	8
85	—	—	—	8	8
86	—	—	—	9	9
87	—	—	—	9	10
88	—	—	—	10	10
89	12 h. 38′	Oeffnung	30 Mm.	9	7
90	—	—	—	6	6
91	—	—	—	7	7
92	—	—	—	7	7
93	—	—	—	8	8
94	—	—	—	8	9
95	—	—	—	9	9
96	—	—	—	9	10
97	—	—	—	10	10
98	—	—	—	10	11
99	—	—	—	11	11
100	—	—	—	11	10
101	—	—	—	10	11
102	12 h. 45′	Schliessung	50 Mm.	10	7
103	—	—	—	8	7
104	—	—	—	8	8
105	—	—	—	8	9
106	—	—	—	9	9
107	—	—	—	10	10
108	—	—	—	11	11
109	—	—	—	12	12
110	12 h. 48′	Oeffnung	50 Mm.	10	7
111	—	—	—	7	7
112	—	—	—	7	8
113	—	—	—	8	8

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Rollenabstand.	Zeit in Drittelsecunden für den ersten Millimeter,	für den zweiten Millimeter.
114	—	—	—	9	9
115	—	—	—	9	9
116	—	—	—	10	11
117	—	—	—	11	12
118	—	—	—	12	12
119	—	—	—	11	12
120	—	—	—	11	11
121	—	—	—	10	11
122	—	—	—	12	12
123	—	—	—	12	13
124	—	—	—	12	13
125	12h. 56′	Schliessung	70 Mm.	12	11
126	—	—	—	10	9
127	—	—	—	9	10
128	—	—	—	10	10
129	—	—	—	11	11
130	—	—	—	12	13
131	—	—	—	12	12
132	1 h.	Oeffnung	70 Mm.	12	10
133	—	—	—	8	8
134	—	—	—	9	9
135	—	—	—	10	10
136	—	—	—	11	11
137	—	—	—	12	12
138	—	—	—	13	14
139	—	—	—	14	14
140	—	—	—	13	14
141	—	—	—	14	14
142	1 h. 7′	Schliessung	80 Mm.	14	12
143	—	—	—	12	11
144	—	—	—	13	13
145	—	—	—	14	14
146	—	—	—	13	14
147	—	—	—	13	13
148	—	—	—	13	13
149	1 h. 13′	Oeffnung	80 Mm.	12	10
150	—	—	—	9	9
151	—	—	—	10	11
152	—	—	—	12	12
153	—	—	—	12	12
154	—	—	—	12	12
155	1 h. 24′	Schliessung	70 Mm.	12	11
156	—	—	—	10	10
157	—	—	—	11	12

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Rollenabstand.	Zeit in Drittelsecunden für den ersten Millimeter.	Zeit in Drittelsecunden für den zweiten Millimeter.
158	—	—	—	13	13
159	—	—	—	14	16
160	—	—	—	16	16
161	—	—	—	18	18
162	—	—	—	18	18
163	—	—	—	20	20
164	1 h. 35′	Oeffnung	70 Mm.	16	12
165	—	—	—	12	15
166	—	—	—	14	16
167	—	—	—	16	16
168	—	—	—	17	17
169	1 h. 40′	—	—	17	17
170	—	—	—	18	18
171	—	—	—	18	20
172	1 h. 45′	Schliessung	0 Mm.	15	11
173	—	—	—	12	12
174	—	—	—	14	15
175	—	—	—	17	18
176	—	—	—	18	17
177	—	—	—	18	20
178	—	—	—	20	20
179	1 h. 53′	Oeffnung	0 Mm.	16	10
180	—	—	—	12	12
181	—	—	—	13	13
182	—	—	—	14	15
183	—	—	—	17	19
184	—	—	—	20	20
185	1 h. 57′	Schliessung	0 Mm.	15	12
186	—	—	—	12	12
187	—	—	—	12	12
188	—	—	—	13	13
189	—	—	—	15	16
190	—	—	—	16	17
191	—	—	—	17	17
192	—	—	—	16	16
193	—	—	—	16	16
194	2 h. 5′	Oeffnung	0 Mm.	12	8
195	—	—	—	8	8
196	—	—	—	8	9
197	—	—	—	9	9
198	—	—	—	11	13
199	—	—	—	14	15
200	—	—	—	18	18
201	—	—	—	18	17

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Rollenabstand.	Zeit in Drittelsecunden für den ersten Millimeter.	für den zweiten Millimeter.
202	—	—	—	20	20
203	—	—	—	20	20
204	2h. 13′	Schliessung	0 Mm.	16	12
205	—	—	—	13	12
206	—	—	—	14	14
207	—	—	—	15	15
208	—	—	—	16	16
209	—	—	—	16	16
210	—	—	—	18	20
211	—	—	—	20	18
212	—	—	—	18	18
213	2h. 20′	Oeffnung	0 Mm.	13	9
214	—	—	—	9	9
215	—	—	—	10	11
216	—	—	—	12	13
217	—	—	—	13	15
218	—	—	—	17	18
219	—	—	—	18	18
220	2h. 25′	—	—	20	20

Ueberblickt man die vorstehende Tabelle, so sieht man zunächst, dass die mittlere Geschwindigkeit des Signals nach dem Ende des Versuchs zu allmählich bis etwa auf die Hälfte abnimmt. Da diese allmähliche Verlangsamung auch in Versuchen ohne Reizung mit ungefähr derselben Schnelligkeit wie hier eintreten kann, darf man sie nicht auf Ermüdung durch Reizung beziehen. Man sieht ferner aus der Tabelle, dass bei gleichem Rollenabstand die Erregung durch den Schliessungsinductionsschlag weniger stark und von etwas kürzerer Dauer ist, als die Erregung durch den Oeffnungsschlag. Auch ist deutlich, dass mit zunehmender Entfernung der secundären von der primären Spirale, sowol bei Schliessungs- als bei Oeffnungsreizung die Stärke und Dauer der Erregung abnimmt. Ueber die Dauer des Stadiums der latenten Reizung und deren Abhängigkeit von der Stromstärke giebt die Tabelle nur wenig Aufschluss. Doch sieht man so viel, dass der erste Millimeter der Bahnstrecke unmittelbar nach der Reizung mit Schliessungsschlag in derselben Zeit wie unmittelbar vor der Reizung, nach Reizung mit dem Oeffnungsschlag dagegen rascher als unmittelbar vorher zurückgelegt wird. Beim Verfolgen des Signals mit dem Auge sieht man im letzteren Fall auch, dass erst nachdem schon

ein Theil des ersten Millimeters der Bahn durchlaufen ist, eine deutliche, fast plötzliche Beschleunigung eintritt. Was den weiteren Verlauf der Erregung angeht, so ergiebt sich, dass die Stärke der Bewegung im Allgemeinen rasch ihr Maximum erreicht. Auf diesem pflegt sie sich mehrere Secunden lang zu halten, um dann langsam abzunehmen. Es wird aber, wie die Tabelle zeigt, das Stadium der steigenden Energie desto länger, das der sinkenden desto kürzer, je schwächer der Reiz war. Beide Stadien können schliesslich ungefähr gleich lang werden.

Man könnte den Gang der Erregung durch eine Curve ausdrücken, deren Abscissen die Zeiten vom Moment der Reizung an, deren Ordinaten die entsprechenden Geschwindigkeiten des Signals an der gereizten Stelle darstellen. Es geht dann aus Versuch II hervor, dass die Form und Ausdehnung dieser Curve wesentlich abhängt von der Stärke des reizenden Stromes, d. h. von der Grösse der Dichtigkeitsschwankungen desselben. Die Curve steigt um so früher und um so steiler, und sinkt um so langsamer je grösser die Dichtigkeitsschwankung war. Auch das Maximum der Erhebung der Curve liegt bei grösseren Stromschwankungen im Allgemeinen höher. Es giebt indessen ein absolutes Maximum, welches bei weiterer Steigerung der Reizstärke nicht überschritten wird. Die Grösse dieses Maximums hängt von dem Zustande der Flimmerzellen ab. Schon vor der Reizung können nämlich die Flimmerzellen auf der höchsten Stufe der Thätigkeit sein. Diess ist fast bei jeder ganz frischen Rachenschleimhaut vom Frosch unmittelbar nach der Präparation der Fall, wenn man den Glastrog, in dem die Haut ausgespannt wird, mit einer möglichst indifferenten Flüssigkeit gefüllt hatte. Die Geschwindigkeit des Signals betrug dann in meinen Versuchen oft einen Millimeter in der Secunde. Schickte ich nun in einem solchen Falle einen Inductionsschlag von beliebiger Stärke durch die Membran, so trat keine weitere Beschleunigung der Bewegung ein. Wurde die Membran vor der Reizung so lange liegen gelassen, bis die Schnelligkeit der Bewegung sich bis auf 0,2 Mm. in der Secunde verlangsamt hatte, dann war das Maximum bis zu welchem die Bewegung durch einen einzelnen Inductionsschlag wieder beschleunigt werden konnte, 0,4 — 0,5 Mm. in der Secunde. Hierzu reichte ein Oeffnungsschlag des mit 4 grossen Grove's in Verbindung stehenden Schlittenapparats aus, als der Rollenabstand 30 Mm. betrug. Auch als die Rollen ganz aufgeschoben waren, wurde keine stärkere Beschleunigung erreicht, und ebensowenig vermochten diess die starken Oeffnungsschläge eines kleinen und eines grossen Ruhmkorff'schen Apparats, durch deren primäre Spiralen die Ströme von 4 grossen Grove'schen

Elementen gingen. Ist die Thätigkeit der Cilien vor der Reizung noch weiter gesunken, — sei es nun durch längeres Liegen in mehr indifferenten Flüssigkeiten, oder durch kürzere Einwirkung von etwas zu stark concentrirten Kochsalzlösungen —, dann liegt das Maximum bis zu welchem die Schnelligkeit des Signals durch einen einzelnen Inductionsschlag gesteigert werden kann, noch viel niedriger als bei frischen Schleimhäuten. Auch scheint der Verlauf der Erregung dann ein anderer zu sein. Es wäre interessant, zu untersuchen, wie bei Zellen, deren Bewegung durch verschiedene chemische oder physikalische Einflüsse verlangsamt oder zur Ruhe gebracht ist, die Erregung durch einen einzelnen Inductionsschlag verläuft, und in welcher Weise sich in diesen verschiedenen Fällen die Grösse und der zeitliche Verlauf der Erregung mit der Grösse der reizenden Dichtigkeitsschwankung ändert. Ich habe mich indess im Vorstehenden darauf beschränkt, für Flimmerzellen die sich unter verhältnissmässig normalen Bedingungen befinden, die Form der Erregungscurve und ihre Abhängigkeit von der Grösse der Stromschwankung wenigstens annäherungsweise zu bestimmen.

Es war zu erwarten, dass auch die Schnelligkeit, mit der die reizende Stromesschwankung verläuft, von Einfluss auf die Erregung sein würde. Diess zeigte sich deutlich in Versuchen mit Inductionsschlägen von sehr verzögertem Verlauf. Letztere wurden dadurch erhalten, dass die secundäre Spirale eines du Bois'schen Schlittenapparats bei geschlossenem primären Strom und feststehendem Hammer rasch auf- oder abgeschoben wurde. Selbst als im primären Kreis vier grosse Grove'sche Elemente sich befanden und das Verschieben der Rollen (von 15 oder 10 Cent. Abstand auf 0 oder umgekehrt) mit grösstmöglicher Geschwindigkeit (in höchstens einer Viertelsecunde) ausgeführt wurde, war es nicht möglich, eine Beschleunigung der Bewegung zu erwecken. Wurde dann bei einem festen Rollenabstand von 8 Cent. der primäre Strom plötzlich geöffnet, so trat starke Beschleunigung ein, und dasselbe, wenngleich etwas schwächer, bewirkte die Schliessung bei dem nämlichen Rollenabstand. Viel stärker noch war der Erfolg der plötzlichen Schliessung und Oeffnung bei 0 Mm. Abstand. Aus diesen Versuchen, welche nach beiden oben beschriebenen Methoden, mit und ohne Mikroskop, angestellt wurden, folgt, dass bedeutende elektrische Dichtigkeitsschwankungen nicht erregend wirken, wenn sie langsam verlaufen. Das genauere Verhältniss der Abhängigkeit, welches besteht zwischen Grösse und Verlauf der Erregung und der Schnelligkeit, mit der die reizende Stromschwankung abläuft, ist durch weitere Versuche erst zu ermitteln.

Wir gehen jetzt zur Schilderung des Einflusses über, welchen der constante Strom auf die Flimmerbewegung ausübt.

Schickt man durch eine ausgespannte Rachenschleimhaut, oder durch ein in der Gaskammer liegendes Stück derselben einen mässig starken, oder starken constanten Strom (2 Daniell's u. m.), so beginnt spätestens einige Secunden nach der Schliessung des Stromes die Bewegung sich zu beschleunigen und erreicht bald ein Maximum. Hiernach sinkt sie langsam auf die anfängliche Höhe zurück und hält sich auf dieser so lange der Strom geschlossen bleibt. Wird dann geöffnet, so erfolgt wieder eine anfangs zunehmende, bald aber nachlassende Beschleunigung. Man unterscheidet also hier wie bei der Erregung durch einen einzelnen Inductionsschlag drei Stadien: das der latenten Reizung, das der steigenden und das der sinkenden Energie. Folgender Versuch diene zur Erläuterung.

Versuch III. Rachenschleimhaut im Glastrog ausgespannt, der mit Kochsalz von 0,5 % gefüllt ist. Die Bahnstrecke, welche das Signal durchläuft, ist 4 Mm. lang und genau in der Mitte zwischen den beiden Elektroden gelegen. Die Zeit in welcher jeder einzelne Millimeter vom Signal zurückgelegt wird, ist in Secunden angegeben. Die Elektroden sind in einem Abstand von 1 Cent. oben und unten mit breiter Fläche auf die Schleimhaut aufgesetzt. Die Reizungsdrähte führen rückwärts zu einem Schlüssel, zu einer Pohl'schen Wippe (mit eingelegtem Kreuze) und von da zu den Polen einer Kette von 8 hintereinander verbundenen Daniell'schen Elementen. Schliessung und Oeffnung geschehen stets in dem Moment, wo das Signal vom Anfangspunct der Bahn abgeht. — Vor Beginn der Reizung hatte die Membran über eine Stunde lang im feuchten Raume gelegen und war wiederholt von Schleim befreit worden. Die Geschwindigkeit der Signalbewegung war in der letzten halben Stunde vor der Reizung ziemlich constant gewesen, hatte im ganzen jedoch etwas zugenommen.

Tabelle III.

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Zeit in Secunden für den			
			ersten Millimeter.	zweiten Millimeter.	dritten Millimeter.	vierten Millimeter.
1	2h. 18'	—	6	5	5	4
2	—	—	5,5	5	5	4
3	—	—	6	5	5	4
4	—	—	6	5	4	4
5	—	—	6	5	4,5	4
6	2h. 20'	Schliessung	5	3	2	2
7	—	—	4	4	3	3
8	—	—	4	3,5	3	3

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Zeit in Secunden für den ersten Millimeter.	zweiten Millimeter.	dritten Millimeter.	vierten Millimeter.
9	—	—	4	4	3	3
10	—	—	4,5	5	3	3
11	—	—	5	6	4	4
12	—	—	5	5	4	4
13	—	—	5	5	4	4
14	—	—	5	5	4	4
15	—	—	5	6	4	4
16	—	—	4	5	4	4
17	—	—	5	4	4	4
18	—	—	5	5	4	4
19	—	—	5	5	4	4
20	2 h. 25′	Oeffnung	4	3,5	3,5	3
21	—	—	4	4	4	4
22	—	—	4	4	4	4
23	—	—	4	4	4	4
24	2 h. 27′	—	4	4	4	4
25	—	—	5	4,5	4	4
26	—	—	5,5	4,5	4	4
27	—	—	7	6	5	4
28	—	—	6	6	5	4
29	—	—	6	6	4,5	4
30	—	—	6	5	4	4
31	—	—	5,5	5,5	5	4
32	—	—	5	5	4	4
33	—	—	4,5	5	4	4
34	—	—	5	5	4	4
35	—	—	5	4,5	4	4
36	—	—	5,5	5	4	4
37	—	—	5,5	5	4	4
38	—	—	5	5	4	4
39	—	—	5,5	5	4	4
40	—	—	6	5	4	4
41	2 h. 35′	Schliessung	5	2	2	2
42	—	—	2	2,5	2	2
43	—	—	3	3	2	2
44	—	—	3,5	3,5	2,5	2
45	—	—	4	4	3,5	3,5
46	—	—	4,5	4	3,5	3
47	—	—	5	4	4	3,5
48	—	—	5	4,5	4	4
49	—	—	5	4,5	4	4
50	—	—	5	4,5	4	4
51	—	—	5	4,5	4	4
52	—	—	5	5	4	4

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Zeit in Secunden für den ersten Millimeter.	zweiten Millimeter.	dritten Millimeter.	vierten Millimeter.
53	—	—	5	5	4	4
54	—	—	5	5	4	4
55	2 h. 40′	Oeffnung	4	3	3	3
56	—	—	5	4	4	4
57	—	—	6	5	4	4
58	—	—	7	6	5	4
59	—	—	7	5	5	4
60	—	—	6	4,5	4,5	4
61	—	—	5,5	5	4,5	4
62	—	—	6	5	4,5	4
63	—	—	6	5	4	4
64	—	—	6	5	4	4
65	2 h. 45′	Schliessung	5	3	2	2
66	—	—	2,5	2,5	2	2
67	—	—	3	2,5	2,5	2
68	—	—	4	4	2,5	2,5
69	—	—	4	4	3	3
70	—	—	4	4	3,5	3,5
71	—	—	5	5	4	4
72	—	—	5	4	4	4
73	—	—	5	4,5	4	4
74	—	—	5	5	4	4
75	—	—	6	5,5	4,5	4
76	—	—	5	5	4	4
77	—	—	5	5	4	4
78	—	—	5,5	5	4	4
79	2 h. 50′	Oeffnung	5	3	3	3
80	—	—	4	4	4	4
81	—	—	5	4,5	4	4
82	—	—	5,5	5	4,5	4
83	—	—	6	5	5	4
84	—	—	5,5	5	4,5	4
85	—	—	5	5	4	4
86	—	—	5	5	4	4
87	—	—	5	5	4	4
88	—	—	5,5	5	4	4
89	—	—	5	5	4	4
90	—	—	5	5	4	4
91	2 h. 56′	Schliessung	4,5	2	1,5	1
92	—	—	2	2	2	2*
93	—	—	4	4	3,5	3
94	—	—	4	4	3	3
95	2 h. 58′	—	4	4	3,5	3,5
96	—	—	4	4	3,5	3,5

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Zeit in Secunden für den ersten Millimeter.	zweiten Millimeter.	dritten Millimeter.	vierten Millimeter.
97	—	—	5	4,5	4	4
98	—	—	5	4,5	4	4
99	—	—	5	5	4	4
100	—	—	5	5	4	4
101	—	—	5	4,5	4	4
102	—	—	5	5	4	4,5
103	—	—	5,5	5	4	4
104	—	—	6	5	4	4
105	—	—	6	5	5	4
106	—	—	5,5	5	4	4
107	—	—	6	5	4	4
108	—	—	6	5	4	4,5
109	—	—	5,5	5	4	4,5
110	3h. 3′	Oeffnung	5	3	3	4
111	—	—	4	5	5	4,5
112	—	—	6	7	6	6
113	—	—	5	6	5	5
114	—	—	6	6	5	5
115	3h. 6′	—	6,5	6	5	5
116	—	—	5,5	5	5	5
117	—	—	5	5	4	4,5
118	—	—	6	7	5	4
119	—	—	6	6	5	4
120	—	—	5	5	4	4
121	—	—	6	5	5	4,5
122	—	—	5,5	5,5	4,5	4
123	3h. 10′	—	5,5	5,5	4,5	4,5
124	—	—	5,5	5,5	4,5	4,5
125	3h. 11′	Schliessung	4,5	2	2	2
126	—	—	2,5	2,5	2,5	2
127	—	—	4	4	3	3
128	—	—	4,5	4,5	4	4
129	—	—	6	6	4	4,5
130	—	—	6,5	6,5	5,5	5,5
131	—	—	6	5	5	5
132	—	—	7	6	6	6
133	3h. 15′	—	7	6	6	6
134	—	—	8	7	6	5,5
135	—	—	8	7	6	6
136	3h. 17′	Oeffnung	6	4	6	6
137	3h. 25′	—	7	5	5	5
138	—	—	8	6	5	5
139	—	—	8,5	6	5,5	5
140	—	—	8,5	8	6	6

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Zeit in Secunden für den			
			ersten Millimeter.	zweiten Millimeter.	dritten Millimeter.	vierten Millimeter.
141	—	—	9	7,5	6	5,5
142	—	—	8	6	5	6
143	—	—	8	6	6	6,5
144	3 h. 28′	Schliessung	5	2	2	2
145	—	—	3,5	3,5	3,5	3
146	—	—	5	5	4	4,5
147	—	—	6	5	5	5
148	—	—	6,5	5	5,5	6
149	—	—	8	6	5	5,5
150	—	—	8	7	6	5,5
151	3 h. 32′	—	9	7	6	5

Der vorstehende Versuch bedarf nur weniger Worte zur Erläuterung. Deutlich sieht man, dass nach jeder Schliessung und Oeffnung eine auffallende Beschleunigung der Bewegung eintritt. Der Verlauf dieser Beschleunigung stimmt ganz überein mit dem Verlauf der Erregung durch einen starken Inductionsschlag: erst rasches Steigen, dann langsames Sinken der Energie.

Eine Vergleichung der für die Schliessungserregung gefundenen mit den für die Oeffnung ermittelten Zahlen lehrt, dass die Schliessung ein stärkerer Reiz als die Oeffnung ist. Sowohl das Maximum der Schnelligkeit, welches im Verlauf der Erregung erreicht wird, als die Dauer der Erregung ist grösser nach der Schliessungs- als nach der Oeffnungsreizung. Das Maximum der mittleren Geschwindigkeit des Signals beträgt im vorstehenden Versuch, nach der Schliessung mindestens 0,5 Mm., in einem Fall sogar 1 Mm. in der Secunde, nach der Oeffnung höchstens 0,33 Mm. Nach der Schliessung dauert es wenigstens anderthalb bis zwei Minuten, ehe die anfängliche Schnelligkeit ungefähr wieder erreicht ist: nach der Oeffnung höchstens eine Minute, in der Regel etwa eine halbe Minute. Nachdem die Schliessungserregung vorbei ist, bleibt die Schnelligkeit des Signals, so lange der Strom durch die Membran fliesst, ziemlich constant, und zwar ungefähr eben so gross als sie vor der Schliessung war. Doch scheint es in einigen Fällen als ob auch noch eine schwache Erregung durch den Strom von beständiger Dichte stattfände. Vergleicht man z. B. die Zahlen der Beobachtungen 15—19 und 50—54 mit denen der Beobachtungen 36—40, oder die von 50—54 und 73—78 mit denen von 60—64, so zeigt

sich ein kleiner Unterschied zu Gunsten der Beobachtungen, während welcher der Strom durch das Präparat floss. Nicht bemerkbar ist dieses Verhältniss in den Beobachtungen 86 — 90 und 120 — 124, wie ein Vergleich mit den Beobachtungen 73 — 78 und 105 — 109 lehrt.

Der Verlauf und selbst die Grösse der einzelnen Schliessungserregungen ist im vorliegenden Versuch in den meisten Fällen gleich. Doch ist die erste Schliessungserregung (Beobachtung 6 u. f.) etwas weniger stark und von kürzerer Dauer als die folgenden (Beobachtung 41 u. f. und 65 u. f.). Die grösste Schnelligkeit wird nach der vierten Schliessung erreicht. Aber selbst nach der letzten Schliessung, wo die Bewegung im Ganzen schon langsamer geworden ist, ist die Beschleunigung noch etwas grösser als nach der ersten Schliessung. Auch die Zahlen für die Oeffnungserregung sind in den einzelnen Versuchen, mit Ausnahme des letzten, ungefähr dieselben. Nach dem Ablaufe der Oeffnungserregung sinkt die Schnelligkeit in einigen Fällen tiefer als sie vorher war und hebt sich dann wieder auf etwa die anfängliche Höhe. —

Die Erregung ist auf allen vier Millimetern der Bahn nach Schliessung wie nach Oeffnung nahezu gleich gross. Dass die Zeiten für den letzten und vorletzten Millimeter stets etwas kleiner sind als die für die beiden ersten, beweist nicht, dass auf diesen Strecken die Energie der Flimmerhaare grösser war, sondern kann auch daraus erklärt werden, dass das Signal mit sehr wenig Widerstand sich fortbewegte. Wenn die Thätigkeit der Cilien auf allen Puncten der Bahn gleich energisch war, musste sich das Signal dann doch mit beschleunigter Geschwindigkeit vorwärts bewegen. Man kann in allen ähnlichen Fällen durch Heben oder Senken des Signals den Widerstand, der namentlich auf der Reibung des Signals an der Oberfläche der Zellen beruht, so reguliren, dass die Bewegung eine beschleunigte oder eine mehr constante ist. In andern Fällen ist aber wirklich die Energie der Cilien auf verschiedenen Strecken der Bahn verschieden gross. Um diese Unterschiede zu finden, muss man aber sorgen, dass das Signal am Anfang jeder Strecke die gleiche Geschwindigkeit z. B. null habe.

Die Erregung ist laut Versuch III in der Nähe der Elektrode nicht anders, als in einiger Entfernung davon, und diess war immer der Fall, wenn die Elektroden in der ganzen Breite der Membran aufgesetzt waren. Da der Querschnitt der intrapolaren Strecke auf allen Stellen ungefähr derselbe war, musste dann auch die Dichtigkeit des Stromes auf allen zwischen den Elektroden gelegenen Puncten ungefähr gleich sein. Anders ist es, wenn die Elektroden die Membran spitz berührten. Hier ist dann jedesmal in der Nähe der Elektroden

die Erregung am grössten und bei schwachen Strömen findet sie dann dort allein statt.

Auch die Richtung des constanten Stromes scheint nach Versuch III ohne Einfluss auf die Grösse und den Verlauf der Erregung zu sein. In den ersten Versuchen floss der Strom gleichsinnig, d. h. in derselben Richtung, in welcher sich das Signal bewegte; in den Beobachtungen Nr. 144 u. flg. floss er ungleichsinnig. Die Erregung war im letzteren Falle ebensogross und von demselben Verlaufe wie in den ersteren.

Zum Beweis, dass die Stromesrichtung ohne merklichen Einfluss ist, diene noch der folgende Versuch.

Versuch IV. Rachenschleimhaut, in Kochsalz von 0,5 % ausgespannt. Die Bahn ist 2 Mm. lang und liegt dicht an der unteren Elektrode, bei gleichsinnigem Strome also an der Kathode, bei ungleichsinnigem an der Anode. — Constanter Strom von 8 hintereinander verbundenen Daniell'schen Elementen. — Die Schleimhaut hatte vor Beginn des Versuches zwei Stunden lang gelegen. Die Schnelligkeit des Signals war in dieser Zeit wegen reichlicher Schleimproduction ziemlich unregelmässig gewesen, hatte im Ganzen aber ungefähr von 0,1 Mm. auf 0,05 Mm. in der Secunde abgenommen. —

Tabelle IV.

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Zeit in Secunden für zwei Millimeter.	Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Zeit in Secunden für zwei Millimeter.
1	1 h. 50′	—	27	18	—	—	30
2	—	—	27	19	—	—	27
3	—	—	34	20	—	—	25
4	—	—	32	21	—	—	25
5	—	—	30	22	2 h. 8′	Oeffnung	18
6	1 h. 58′	—	32	23	—	—	17
7	—	—	36	24	—	—	21
8	—	—	34	25	—	—	19
9	2 h.	Schliessung gleichsinnig	23	26	—	—	19
				27	—	—	20
10	—	—	32	28	—	—	19
11	—	—	33	29	—	—	20
12	—	—	30	30	—	—	19
13	—	—	24	31	—	—	21
14	—	—	22	32	—	—	22
15	—	—	21	33	—	—	21
16	—	—	21	34	—	—	22
17	—	—	23	35	—	—	23

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Zeit in Secunden für zwei Millimeter.
36	—	—	26
37	—	—	26
38	—	—	28
39	—	—	30
40	—	—	28
41	—	—	28
42	—	—	28
43	—	Schliessung gleichsinnig	15
44	—	—	17
45	—	—	25
46	—	—	30
47	—	—	32
48	—	—	30
49	—	—	31
50	—	—	28
51	—	—	29
52	—	Oeffnung	26
53	—	—	22
54	—	—	21
55	—	—	20
56	—	—	18
57	—	—	19
58	—	—	19
59	—	—	18
60	—	—	17
61	—	—	18
62	—	—	19
63	—	—	20
64	—	—	20
65	—	—	20
66	—	—	20
67	—	—	20
68	—	—	20
69	—	—	21
70	—	—	20
71	2 h. 32′	—	20
72	—	—	20
73	—	—	21
74	—	—	22
75	—	—	22
76	—	—	23
77	—	—	23
78	—	—	24

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Zeit in Secunden für zwei Millimeter.
79	—	—	25
80	—	—	25
81	—	—	23
82	—	—	31
83	—	—	25
84	—	—	25
85	—	—	25
86	—	Schliessung gleichsinnig	14
87	—	—	22
88	—	—	28
89	—	—	26
90	—	—	27
91	—	—	25
92	—	—	25
93	2 h. 45′	—	25
94	—	—	28
95	—	—	30
96	—	—	29
97	2 h. 48′	Oeffnung	22
98	—	—	19
99	—	—	22
100	—	—	19
101	—	—	20
102	2 h. 50′	—	22
103	—	—	21
104	—	—	22
105	—	—	23
106	—	—	21
107	2 h. 52′	—	23
108	—	—	21
109	—	—	21
110	—	—	23
111	—	—	23
112	2 h. 54′	—	25
113	—	—	25
114	—	—	25
115	2 h. 55′	Schliessung ungleichsinnig	16
116	—	—	25
117	—	—	28
118	—	—	30
119	—	—	28

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Zeit in Secunden für zwei Millimeter.	Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Zeit in Secunden für zwei Millimeter.
120	—	—	27	135	—	—	25
121	—	—	27	136	—	—	32
122	—	—	28	137	—	—	38
123	2 h. 59′	Oeffnung	24	138	—	—	35
124	—	—	23	139	3 h. 5′	Oeffnung	30
125	—	—	23	140	—	—	35
126	—	—	23	141	—	—	38
127	—	—	25	142	—	—	36
128	—	—	24	143	3 h. 10′	Schliessung gleichsinnig	24
129	—	—	26				
130	—	—	29	144	—	—	38
131	—	—	30	145	—	—	37
132	—	—	30	146	—	—	40
133	—	—	30				
134	3 h. 3′	Schliessung ungleichsinnig	20				

Trotz der Unregelmässigkeiten, welche die Zahlen in diesem Versuche zeigen und deren Grund in der anhaltenden Schleimproduction der Membran gesucht werden musste, offenbart sich auch hier wieder, dass Schliessung des Stromes stärker, Oeffnung schwächer erregt. Die Grösse der Erregung — durch den Schnelligkeitszuwachs gemessen, welchen die Bewegung des Signals in der ersten Beobachtung nach der Reizung erhält — ist fast dieselbe bei gleichsinnig gerichtetem wie bei ungleichsinnigem Strome. Der Unterschied, der zu Gunsten des gleichsinnigen Stromes zu bestehen scheint, ist so gering, dass er innerhalb der Grenzen der Beobachtungsfehler und der normalen Schwankungen liegt. — Die Grösse der Erregung nimmt bei den späteren Reizungen mehr und mehr ab, während zugleich auch die Energie der Bewegung ausser der Reizung sinkt. — Während des Geschlossenseins des Stromes findet in Versuch IV offenbar keine Erregung statt. Die Zahlen sprechen eher dafür, dass hier die Energie der Cilien durch den Strom von beständiger Dichte herabgesetzt ward. Doch ist auch diess Verhältniss nicht constant und erklärt sich in der eben angeführten Weise.

Es wurden nun auch Versuche angestellt, in welchen der constante Strom rechtwinklig und unter verschiedenen schiefen Winkeln zur Richtung der Flimmerströmung durch die Ebene der Membran

geschickt wurde. In allen Fällen zeigte sich Schliessungs- und Oeffnungserregung; ein deutlicher Einfluss der Stromrichtung auf Grösse und Verlauf der Erregung war aber nicht nachzuweisen. Allein die Grösse und Schnelligkeit der Stromschwankung und der Zustand der Flimmerzellen bestimmte den Erfolg.

Bedeutungsvoll schien die Frage nach der Abhängigkeit der Wirkung des constanten Stromes von der Stromstärke. Hierüber wurde an Membranen, die in Serum oder Kochsalz von 0,5 — 1% lagen, Folgendes ermittelt. Bei jeder Stromstärke findet deutliche Erregung nur durch die Schliessung und durch die Oeffnung des Stromes statt. Während des Durchfliessens erregt der Strom nicht, falls er nicht äusserst stark ist. In diesem Falle beruht Beschleunigung der Bewegung auf Erwärmung der Membran durch den Strom. — Die Grösse der Erregung nimmt mit der Stromstärke bis zu einem Maximum zu, dessen Höhe von den gesammten Bedingungen abhängt, unter welchen sich die Flimmerzellen befinden. Das Stadium der latenten Reizung und das der steigenden Energie ist um so kürzer, das der sinkenden Energie um so länger, je stärker der Strom war. In allen Fällen wirkt die Schliessung stärker als die Oeffnung. Bei keiner Stromstärke ist ein Einfluss der Stromesrichtung deutlich. Die Erregung findet stets an allen Stellen der intrapolaren Strecke statt.

Um den Einfluss der Stromstärke zu untersuchen, ist es, wie schon bei Reizung mit einzelnen Inductionsschlägen, nöthig, solche Membranen auszuwählen, deren Schleimproduction gering ist. Nur bei diesen bleibt die Schnelligkeit des Signals längere Zeit constant genug, um eine Entscheidung darüber zu erlauben, ob kleine Aenderungen der Schnelligkeit wirklich als Folgen schwacher Reizung aufgetreten seien. — Ferner darf die Energie der Bewegung beim Beginn des Versuchs nicht mehr gross sein. Je näher sich die noch nicht gereizten Zellen schon am Maximum ihrer Thätigkeit befinden, um so geringer pflegt die Beschleunigung durch eine bestimmte Stromschwankung auszufallen. Bei einer Geschwindigkeit unseres Signals von 0,5 bis 1 Mm. in der Secunde wurde weder durch schwache noch durch starke Ströme Beschleunigung bewirkt. Die Energie darf aber auch nicht zu weit gesunken sein, weil in diesem Falle schwache Reizung keine Beschleunigung mehr hervorbringt. Auch ist dann meist die Geschwindigkeit des Signals ziemlich unregelmässig. Am günstigsten scheinen Membranen zu sein, auf welchen die Geschwindigkeit des Signals bei möglichster Verringerung der Widerstände ungefähr auf 0,1 bis 0,15

Mm. in der Secunde abgenommen hatte. Je langsamer die Abnahme der Bewegung vor sich gegangen war, um so geeigneter pflegte das Präparat zu sein. Darum sind Membranen, die in Serum oder Kochsalz von 0,5 % liegen, brauchbarer als solche in Kochsalz von 1 % und darüber. Ich lasse zur Erläuterung des Einflusses der Stromstärke einen Versuch folgen.

Versuch V. Rachenschleimhaut in Kochsalz von 0,5 % seit einer Stunde ausgespannt. Die vom Signal durchlaufene Bahn war 3 Mm. lang und dicht an der unteren Elektrode gelegen. Die Elektroden sind in einem Abstande von 1 Cent. oben und unten breit auf die Schleimhaut aufgesetzt. Die Reizungsdrähte führten von den Elektroden rückwärts zu einem Schlüssel, einer Wippe mit eingelegtem Kreuze und von da zur Kette. Diese bestand aus einem oder mehreren hintereinander verbundenen Daniell'schen Elementen.

Tabelle V.

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Zahl der Elemente.	Reiz.	Zeit in Secunden für den ersten Millimeter.	zweiten Millimeter.	dritten Millimeter.
1	11 h. 22′	—	—	6	5	5
2	—	—	—	6	5	5
3	—	—	—	6	5	5
4	11 h. 24′	—	—	6	5	5
5	11 h. 25′	1	Schliessung (ungleichsinnig)	6	5	5
6	—	—	—	6	5	5
7	—	—	—	6	5	5
8	—	—	—	6	5	5
9	11 h. 27′	—	Oeffnung	6	5	5
10	—	—	—	6	5	5
11	—	—	—	6	5	5
12	—	—	—	6	5	5
13	11 h. 29′	1	Schliessung (gleichsinnig)	6	5	5
14	—	—	—	6	5	5
15	—	—	—	6	5	5
16	—	—	—	6	5	5
17	11 h. 31′	—	Oeffnung	6	5	5
18	—	—	—	6	5	5
19	11 h. 32′	—	—	6	5	5
20	11 h. 35′	—	—	6	6	6
21	—	—	—	6	6	6
22	—	—	—	6	6	6

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Zahl der Elemente.	Reiz.	Zeit in Secunden für den ersten Millimeter.	zweiten Millimeter.	dritten Millimeter.
23	11 h. 37′	2	Schliessung (gleichsinnig)	6	5	5
24	—	—	—	5	4	4
25	—	—	—	5	4,5	4
26	11 h. 39′	—	—	5	5	5
27	—	—	—	5,5	5	5
28	—	—	—	6	5,5	5,5
29	—	—	—	6	5	5
30	—	—	—	6	5,5	5,5
31	11 h. 42′	—	Oeffnung	6	5,5	5,5
32	—	—	—	6	6	6
33	—	—	—	6	6	6
34	—	—	—	6	6	6
35	—	—	—	6	6	6
36	—	2	Schliessung (gleichsinnig)	6	5	4,5
37	11 h. 47′	—	—	5	4,5	4
38	—	—	—	5	4,5	4,5
39	—	—	—	5,5	5	5
40	—	—	—	6	5,5	5
41	—	—	—	6	6	6
42	—	—	—	6	6	6
43	11 h. 50′	—	Oeffnung	6	5,5	5,5
44	—	—	—	6	6	6
45	—	—	—	6	6	6
46	—	—	—	6	6	6
47	11 h. 52′	2	Schliessung (ungleichsinnig)	6	5,5	5,5
48	—	—	—	5,5	5	5
49	11 h. 53′	—	—	5	5	5
50	—	—	—	5	5	5
51	—	—	—	6	6	6
52	—	—	—	6	6	6
53	11 h. 55′	—	Oeffnung	6	6	5,5
54	—	—	—	5,5	5,5	5
55	—	—	—	5,5	5	5
56	—	—	—	5,5	5,5	5
57	—	—	—	6	5,5	5,5
58	—	—	—	6	6	6
59	12 h.	2	Schliessung (gleichsinnig)	6	5	4
60	—	—	—	5	4,5	4
61	—	—	—	5	4	4
62	—	—	—	5	4	4

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Zahl der Elemente.	Reiz.	Zeit in Secunden für den ersten Millimeter.	zweiten Millimeter.	dritten Millimeter.
63	—	—	—	5,5	4,5	4,5
64	—	—	—	5,5	5	5
65	—	—	—	6	5	5
66	—	—	—	6	5	5
67	—	—	—	6	6	6
68	12 h. 5′	—	Oeffnung	6	6	6
69	—	—	—	7	6	6
70	12 h. 6′	—	—	7	6,5	6,5
71	—	—	—	7	6,5	6,5
72	12 h. 15′	—	—	7	7	7
73	—	—	—	7	7	7
74	12 h. 16′	2	Schliessung (ungleichsinnig)	7	6	5
75	—	—	—	5,5	4,5	4,5
76	—	—	—	5	4,5	4
77	—	—	—	6	5	5
78	—	—	—	6	5,5	5
79	—	—	—	5,5	5,5	5,5
80	12 h. 19′	—	—	5,5	5,5	5
81	—	—	—	6	6	5
82	—	—	—	5,5	5,5	5
83	—	—	—	5,5	5,5	5,5
84	12 h. 21′	—	Oeffnung	5,5	5	4,5
85	—	—	—	5	5	4
86	—	—	—	5	5	5
87	—	—	—	5,5	5,5	5
88	—	—	—	5,5	5	5
89	—	—	—	6	5,5	5
90	12 h. 24′	—	—	6	6	6
91	—	—	—	6	6	6
92	—	—	—	7	6	6
93	—	—	—	7	6	6
94	12 h. 26′	—	—	6,5	6	6
95	—	2	Schliessung (ungleichsinnig)	6	5	4,5
96	—	—	—	5	5	5
97	—	—	—	6	6	6
98	—	—	—	6	6	6
99	12 h. 29′	—	Oeffnung	6	6	5,5
100	—	—	—	6	5,5	5,5
101	—	—	—	6	6	6
102	—	—	—	6	5,5	5,5
103	12 h. 31′	—	—	6	5,5	5,5
104	12 h. 34′	—	—	7	6	6

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Zahl der Elemente.	Reiz.	Zeit in Secunden für den ersten Millimeter.	zweiten Millimeter.	dritten Millimeter.
105	—	—	—	7	6	6
106	12 h. 35′	4	Schliessung (gleichsinnig)	6	4	3,5
107	—	—	—	4,5	4,5	4
108	—	—	—	5	4,5	4,5
109	—	—	—	5	5	5
110	—	—	—	5	5	5
111	—	—	—	6	5,5	5
112	—	—	—	6	6	6
113	12 h. 39′	—	Oeffnung	6	5,5	5,5
114	—	—	—	6	6	6
115	—	—	—	7	7	7
116	—	—	—	8	8	8
117	—	—	—	8	8	8
118	12 h. 41′	4	Schliessung (ungleichsinnig)	7	5	5
119	—	—	—	5	4,5	4,5
120	—	—	—	4,5	4	4
121	—	—	—	5	5	5
122	—	—	—	6	6	6
123	12 h. 44′	—	Oeffnung	6	5,5	5,5
124	—	—	—	5,5	5,5	5,5
125	—	—	—	6	5,5	5,5
126	—	—	—	6	6	6
127	12 h. 46′	—	—	6	6	6
128	1 h. 50′	—	—	6	6	6
129	—	—	—	6	6	6
130	—	4	Schliessung (ungleichsinnig)	5	4	4
131	—	—	—	4	4	3,5
132	—	—	—	5	5	5
133	—	—	—	5,5	5,5	5,5
134	—	—	—	6	6	6
135	—	—	—	6	6	6
136	—	—	Oeffnung	6	5,5	5
137	—	—	—	5,5	5,5	6
138	—	—	—	6	7	7
139	—	—	—	6,5	6,5	6,5
140	—	—	—	7	7	7
141	1 h. 57′	4	Schliessung (gleichsinnig)	6	5	5
142	—	—	—	5	4,5	5
143	—	—	—	5	5	5
144	—	—	—	6	5,5	5,5

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Zahl der Elemente.	Reiz.	Zeit in Secunden für den ersten Millimeter.	zweiten Millimeter.	dritten Millimeter.
145	—	—	—	6	6	6
146	—	—	—	6,5	6,5	6,5
147	—	—	—	7	7	7,5
148	—	—	—	7	7	7
149	2 h. 1′	—	Oeffnung	7	6,5	7
150	—	—	—	7	7	7
151	—	—	—	8	8	7
152	—	—	—	8	7	8
*153	—	—	—	6,5	6	6,5
154	—	—	—	6	6	7
155	—	—	—	6,5	6,5	6,5
156	2 h. 4′	—	—	6	6	6
157	—	—	—	6	6	6
158	2 h. 8′	—	—	6	6	6
159	—	8	Schliessung (gleichsinnig)	5	4,5	4
160	—	—	—	4,5	4	3,5
161	—	—	—	5	5	5
162	—	—	—	5,5	5,5	6
163	—	—	—	6	7	6
164	—	—	—	7	8	8
165	—	—	—	9	10	10
166	—	—	—	10	11	12
167	—	—	—	10	13	14
168	—	—	—	10	11	12
169	—	—	—	9	9	10
170	—	—	—	8	8	10
171	—	—	—	8	9	10
172	2 h. 16′	—	Oeffnung	8	9	10
173	—	—	—	10	13	12
174	—	—	—	10	13	13
*175	—	—	—	5	6	6
176	—	—	—	5	6	7
177	—	—	—	6	7	8
178	—	—	—	6	7	8
179	2 h. 21′	8	Schliessung (gleichsinnig)	6	6	6
180	—	—	—	5	5	5
181	—	—	—	5	5	5
182	—	—	—	6	6	6
183	—	—	—	6	6	7
184	—	—	—	6	7	8
185	—	—	—	7	8	9
186	—	—	—	7	8	9

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Zahl der Elemente.	Reiz.	Zeit in Secunden für den ersten Millimeter.	zweiten Millimeter.	dritten Millimeter.
187	—	—	—	7	8,5	9
188	—	—	—	7	8,5	9
189	2 h. 28′	—	Oeffnung	7	8	8,5
190	—	—	—	8	10	12
191	—	—	—	12	13	16
*192	—	—	—	9	8	7
193	2 h. 31′	—	—	7	7	8
194	2 h. 43′	—	—	7	7	8
195	—	—	—	7	7	8,5
196	2 h. 44′	8	Schliessung (ungleichsinnig)	6	6	7
197	—	—	—	6	6	7
198	—	—	—	6	6	7
199	—	—	—	6,5	6,5	8
200	—	—	—	7	7	8
201	—	—	—	7	7	8
202	—	—	—	7	7	8
203	2 h. 48′	—	Oeffnung	6,5	6	7
204	—	—	—	6	6	6
205	—	—	—	6	6	6
206	—	—	—	6,5	7	8
207	—	—	—	7	8	9
208	—	—	—	7	8	9
209	—	—	—	7	8	9
210	2 h. 53′	8	Schliessung (gleichsinnig)	6	6	7
211	—	—	—	6	6	7
212	—	—	—	6,6	7	8
213	—	—	—	7	8	9
214	—	—	—	8	10	10
215	—	—	—	8,5	10	10
216	—	—	—	8,5	9,5	10
217	2 h. 58′	—	Oeffnung	8	9	9
218	—	—	—	10	10	10
219	—	—	—	9	10	9
220	—	—	—	8,5	9	9
221	—	—	—	8	8	8
222	—	—	—	8	8	8
223	—	—	—	8	8	8
224	—	—	—	8	8	8
225	3 h. 3′	2	Schliessung (gleichsinnig)	6	7	7
226	—	—	—	6	7	7
227	—	—	—	7	8	8

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Zahl der Elemente.	Reiz.	Zeit in Secunden für den ersten Millimeter.	zweiten Millimeter.	dritten Millimeter.
228	—	—	—	7,5	8	8
229	3 h. 5′	—	Oeffnung	7	7	7
230	—	—	—	7	7	8
231	—	—	—	7	8	8
232	—	—	—	8	8	8
233	—	—	—	8	8	8
234	3 h. 8′	8	Schliessung (gleichsinnig)	6	7	7
235	—	—	—	6	6	6
236	—	—	—	7	7	7
237	—	—	—	8	8	8
238	—	—	—	8	9	10
239	3 h. 11′	—	Oeffnung	8	8	10
240	—	—	—	8	8	9
241	—	—	—	8	9	10
242	—	—	—	9	9	10
243	—	—	—	9	9	9

Nur wenige Worte über die Tabelle! Man sieht aus derselben, dass Verlauf und Grösse der Erregung bei verschiedner Stromstärke, bei Schliessung und Oeffnung verschieden sind. Es fällt auf, dass auch hier in einigen Versuchen, vor Allem nach Oeffnung des ungleichsinnig gerichteten starken Stroms eine ansehnliche Verlangsamung der Bewegung eintritt. Die Ursache hiervon schien in vorübergehend stärkerer Schleimbildung der Membran zu liegen. Diess machte wenigstens die starke Beschleunigung wahrscheinlich, die sofort eintrat, als der Schleim mit einem Pinsel abgehoben oder mit einer Nadel oberhalb durchgeschnitten wurde. Die Beobachtungen, vor denen diess geschah, sind mit einem Sternchen bezeichnet. Es sind die Beobachtungen Nr. 153, 175, 192.

Es liess sich erwarten, dass ebenso wie Schliessung und Oeffnung eines constanten Stromes auch Verstärkung und Schwächung desselben erregend wirken würden, wenn die Stromschwankung nur gross und steil genug war. Diese Erwartung bestätigte sich vollkommen. Wurde die Stromdichte in der Membran plötzlich durch Beseitigung einer Nebenschliessung bedeutend vermehrt oder durch Einschalten einer Nebenschliessung plötzlich vermindert, so fand Erregung statt. Dasselbe geschah, als die Stromschwankung nach der zuerst von Eckhard gebrauchten Methode, hervorgebracht ward durch einen durch

den Kreis der constanten Kette geschickten Inductionsschlag. In diesen Kreis war die secundäre Spirale eines du Bois'schen Schlittenapparates aufgenommen. Durch Schliessen oder Oeffnen des primären Stromes konnten also im Kreise der constanten Kette rasche Stromschwankungen hervorgebracht werden, deren Grösse von dem gegenseitigen Abstande der beiden Spiralen abhing. Als Beispiel für letzteren Fall möge hier ein Versuch folgen.

Versuch VI. Rachenschleimhaut in Kochsalz von 0,5 % ausgespannt. Länge der vom Signal durchlaufnen Bahn 3 Mm. Constanter Strom von 6 hintereinander verbundenen Daniell'schen Elementen. Der primäre Strom des Inductionsapparates wird von 2 Daniell'schen Zellen geliefert und mit Hilfe eines Quecksilbernäpfchens geschlossen und unterbrochen. Der Abstand der beiden Spiralen des Schlittenapparates beträgt 0 Mm. Schliessung und Oeffnung geschehen stets in dem Augenblick, wo das Signal vom Anfangspunct der Bahn abgeht.

Tabelle VI.

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Zeit in Secunden für 3 Mm.	
			bei geöffneter Kette.	bei geschlossener Kette.
1	11 h. 10′	—	30	—
2	—	—	30	—
3	11 h. 12′	—	—	24
4	—	—	—	26
5	—	—	—	31
6	—	—	—	34
7	—	—	—	31
8	11 h. 15′	Schliessungsschlag	—	33
9	—	Oeffnungsschlag	—	26
10	—	—	—	30
11	—	—	—	31
12	—	—	—	32
13	—	Schliessungsschlag	—	32
14	—	Oeffnungsschlag	—	26
15	—	—	—	32
16	11 h. 20′	—	—	36
17	—	Schliessungsschlag	—	36
18	—	Oeffnungsschlag	—	30
19	—	—	—	38
20	—	Schliessungsschlag	—	36
21	—	Oeffnungsschlag	—	32
22	—	—	—	39
23	—	—	—	42

Nummer der Beobachtung.	Zeit der Beobachtung.	Reiz.	Zeit in Secunden für 3 Mm. bei geöffneter Kette.	bei geschlossener Kette.
24	—	—	43	—
25	—	—	40	—
26	—	—	47	—
27	—	—	50	—
28	—	—	54	—
29	—	—	—	40
30	—	—	—	46
31	—	—	—	59
32	—	Schliessungsschlag	—	64
33	11 h. 40′	Oeffnungsschlag	—	47
34	—	—	—	58
35	—	—	—	66
36	—	Schliessungsschlag	—	70
37	—	Oeffnungsschlag	—	61
38	—	—	—	64
39	—	—	—	66

Die Schwankung, welche der Schliessungsinductionsschlag im Kreise der constanten Kette hervorbrachte, zeigte sich, wie man aus der Tabelle sieht, wirkungslos. Der Oeffnungsschlag macht dagegen ansehnliche Beschleunigung. Somit ist es zum Zustandekommen der Erregung nicht nöthig, dass die Stromschwankung von der Dichtigkeit 0 ausgehe oder auf 0 zurücksinke.

Es würde nun weiter zu untersuchen sein, wie Grösseund Verlauf der Erregung durch eine bestimmte Stromschwankung sich ändern mit der Zeit, während welcher der constante Strom durch die Zellen floss, und ferner, nach welchem Gesetze Grösse und Verlauf der Erregung durch eine bestimmte Stromschwankung abhängen von der absoluten Höhe der Ordinaten der Stromdichten, zwischen welchen die Stromschwankung vor sich geht. Hierüber habe ich noch keine Versuche angestellt.

Nach allem Vorausgegangenen, vor Allem auch nach dem, was wir über die Wirkung langsam verlaufender Inductionsströme mitgetheilt haben, war es sehr wahrscheinlich, dass der constante Strom, wenn er nicht plötzlich, sondern allmählich auf seine volle Stärke anwächst, nicht erregt, mit andern Worten, dass beim H i n e i n s c h l e i c h e n i n e i n e s t a r k e K e t t e keine Erregung zu Stande kommen würde. Da ich nicht im Besitz einer Vorrichtung war, welche erlaubt hätte, eine lineare Stromschwankung von hinreichender Grösse und

Langsamkeit herzustellen, begnügte ich mich mit Versuchen, in denen die Stromstärke ruckweise, aber jedesmal nur um eine mässige Grösse gesteigert wurde. Es zeigte sich, dass, wie hoch auch die Stromstärke auf diese Weise wachsen mochte, niemals Erregung zu Stande kam. Man sieht diess aus folgendem Beispiel.

Auf einer in Kochsalzlösung von 0,5 % ausgespannten Membran hatte sich die Geschwindigkeit der Bewegung nach längerem Liegen bis auf etwa 0,1 Mm. in der Secunde verlangsamt. Der Strom eines DANIELL'schen Elementes ward durch die Membran geschlossen: die Bewegung beschleunigte sich nicht. Nun wurden nach und nach im Laufe von einigen Minuten noch 7 Daniells hintereinander in den Stromkreis eingeschaltet. Niemals zeigte sich beim Einschalten eines neuen Elementes Verschnellung der Bewegung. Die Geschwindigkeit nahm vielmehr gleichmässig bis auf ungefähr 0,08 Mm. ab. Nun ging der Strom von 8 Zellen durch die Membran. Als er geöffnet wurde, beschleunigte sich die Bewegung des Signals sogleich auf 0,11 Mm., nahm wieder ab bis auf 0,09 Mm. und stieg dann bei neuem plötzlichem Schliessen der 8gliedrigen Kette rasch auf 0,16 Mm. Das Präparat war also bei diesem Versuche anfangs ohne Erregung in die starke Kette eingeschlichen. — Es ist nicht zu bezweifeln, dass Versuche, in denen die Stromstärke continuirlich, nicht wie hier ruckweise wächst, dasselbe Resultat ergeben werden.

Fassen wir alle vorstehenden Versuche zusammen, so ergiebt sich als allgemeines Gesetz für die Erregung der Flimmerzellen durch den elektrischen Strom der Satz: jede grössere positive oder negative Schwankung der Stromdichte wirkt erregend, wenn sie sehr rasch verläuft. So lange die Stromdichte gleich bleibt, findet, ausser durch Wärmeentwickelung, keine Erregung statt. Dieser letztere Satz ist jedoch durch unsere Versuche nicht bewiesen, sondern nur wahrscheinlich gemacht. Wären die Methoden zur Messung der Energie der Flimmerbewegung feiner, wären ihre Fehlerquellen leichter zu beseitigen, so würde es vielleicht möglich sein, eine schwache Erregung auch durch den Strom von beständiger Dichte nachzuweisen, und dann würde das allgemeine Gesetz der elektrischen Erregung für die Flimmerbewegung genau dasselbe sein, wie für Nerven und Muskeln. — Es muss nochmals hervorgehoben werden, dass dieses Gesetz nur für Flimmerzellen gilt, deren Thätigkeit sich in indifferenten Flüssigkeiten oder in etwas zu concentrirten Kochsalzlösungen verlangsamt hat.

Nachdem wir den Einfluss der einzelnen Stromschwankung, also des elektrischen Reizelements, betrachtet haben, untersuchen wir weiter, was geschieht, wenn mehrere Stromschwankungen nach einander die Flimmerzellen treffen. Die Versuche, welche ich hierüber angestellt habe, ergeben, dass die Wirkungen aufeinander folgender Reize sich verstärken. Der Verlauf und die Grösse der Gesammterregung durch mehrere Reize hängen ab von der Stärke und Zahl der Partialreize, und von der Schnelligkeit, mit der diese sich folgen. Bei gleicher Stärke der Partialreize wächst, wie es scheint, die Erregung im Allgemeinen um so steiler an, und steigt um so höher, je schneller die Reize aufeinander folgen. Man kann diess bei Versuchen mit Inductionsschlägen von gleicher Stärke und gleichem Verlaufe beobachten. Entweder reizt man mit Oeffnungsschlägen und blendet die Schliessungsschläge ab, oder umgekehrt, oder man tetanisirt mit Anwendung der Helmholtz'schen Modification. Je schneller im letzteren Falle der unterbrechende Hammer schwingt, desto rascher wächst die Geschwindigkeit des Signals, und desto früher wird im Allgemeinen das Maximum erreicht. Dasselbe zeigt sich natürlich auch bei Tetanisiren ohne Helmholtz'sche Modification, wo sich die schwachen Wirkungen der Schliessungsschläge und die starken der Oeffnungsschläge summiren.

Auf der Summation der Reize beruht auch die schon von Kistiakowsky beobachtete Thatsache, dass Beschleunigung der Bewegung eintritt, wenn ein constanter Strom, der die Membran durchfliesst, durch Umlegen einer Wippe plötzlich unterbrochen, und gleich darauf in entgegengesetzter Richtung wieder geschlossen wird. Hier summiren sich die schwächere Oeffnungs- und die stärkere Schliessungsreizung. Das Umkehren des Stromes ist dabei nicht wesentlich, denn Beschleunigung tritt auch ein, wenn man den Strom in der gleichen Richtung wie zuvor wieder schliesst. Doch war in meinen Versuchen die Beschleunigung in der That grösser, wenn der Strom abwechselnd in der einen und der andern, als wenn er immer wieder in derselben Richtung durch die Membran geschickt wurde. Diess zeigt z. B. folgender Versuch.

Versuch VII. Rachenschleimhaut in Kochsalz von 0,5 %. Bahnlänge 4 Mm. Die Membran war seit einer Stunde präparirt und in dieser Zeit mehrmals minutenlang mit Inductionsschlägen behandelt worden. Die mittlere Geschwindigkeit der Bewegung war noch dieselbe wie unmittelbar nach der Präparation. — Constanter Strom von acht hintereinander verbundenen Daniell'schen Elementen. In den Kreis ist eine Wippe zur Stromwendung

eingeschaltet. Die Zeit, welche vom Signal gebraucht wird, ist in Secunden angegeben. Umlegen der Wippe, sowie Unterbrechen und Schliessen des Stromes in gleicher Richtung geschehen immer so rasch wie möglich.

Tabelle VII.

Vor der Reizung. **2 h. 5′.**
30. 32. 33. 34. 35. 35. 35. 33. 33. 35.

Constanter Strom, gleichsinnig. **2 h. 10′.**
31. 30. 30. 30. 29. 29. 30. 31. 31. 32. 32. 32. 32. 31.
31. 30. 32. 34. 34. 33. 34. 33. 34.

Wippe umgelegt. **2 h. 22′.**
28. 31. 31. 33. 33. 34. 34. 34. 34. 34. 35.

Wippe umgelegt. **2 h. 30′.**
29. 29. 32. 34. 36. 38. 35. 35. 36.

Strom unterbrochen und sogleich wieder in derselben Richtung geschlossen.
32. 35. 38. 40. 42. 45. 48.

Strom unterbrochen und in gleicher Richtung wieder geschlossen.
45. 48.

Wippe umgelegt.
28. 46. 45. 45.

Wippe umgelegt.
26. 40. 48. 50. 55.

Strom zweimal rasch hintereinander unterbrochen, und in gleicher Richtung wieder geschlossen.
50. 55.

Strom dreimal rasch hintereinander unterbrochen und geschlossen.
48. 60. 68.

Strom ganz geöffnet.
65. 60. 75.

Strom gleichsinnig, geschlossen.
58.

Wippe in jeder Secunde zweimal umgelegt.
33. 33. 30. 33.

Strom ganz geöffnet.
48. 45. 65.

Die Thatsache, von welcher die vorstehende Tabelle Rechenschaft giebt, spricht für das Entstehen elektrotonischer Erregbarkeitsänderungen in den Zellen. Nimmt man an, dass jede einzelne Flimmerzelle da, wo der Strom in sie eintritt, in einen Zustand herabgesetzter Erregbarkeit (Anelektrotonus), wo der Strom austritt, in einen Zustand erhöhter Erregbarkeit (Katelektrotonus)

versetzt wird[1]), und nimmt man weiter an, dass die Schliessungserregung auf dem Entstehen von Katelektrotonus beruht, dann ist es — aus denselben Gründen wie bei Muskeln und Nerven — vollkommen begreiflich, dass eine stärkere Erregung zu Stande kommt wenn unmittelbar nach Oeffnung der Kette der Strom in entgegengesetzter Richtung, als wenn er in derselben Richtung wie zuvor wieder geschlossen wird. Hiermit würde sich eine neue Analogie zwischen Flimmerzellen und anderen reizbaren Elementen, vor Allem mit Muskeln und Nerven ergeben[2]). Die Frage ist wichtig und fordert zu näherer Untersuchung auf.

Durch Summation kann die Erregung selbst dann noch bedeutend werden, wenn die Partialreize einzeln oder in kleiner Anzahl zu schwach sind, um merkliche Beschleunigung hervorzurufen. Doch darf man nicht glauben, dass die Schnelligkeit der Bewegung auf ihr Maximum steigen müsse, wenn in letzterem Falle nur die Reize rasch und lange genug aufeinander folgen. Wenige starke Reize bringen auf derselben Membran oft eine viel bedeutendere Beschleunigung zu Stande, als ungemein rasch aufeinander folgende, sehr schwache Reize. Man sieht diess z. B. an folgendem Versuch, aus welchem zugleich der Einfluss erhellt, welchen die Schnelligkeit, mit der die Reize sich folgen, auf die Erregung ausübt.

Versuch VIII. Rachenschleimhaut in Serum. Die Membran lag seit drei Stunden ausgespannt und war einige Zeit vor dem Versuch minutenlang tetanisirt worden. Die mittlere Schnelligkeit der Bewegung hatte von 0,11 Mm. auf 0,06 Mm. abgenommen. Länge der Bahn 4 Mm. — Reizung geschieht durch abwechselnd gerichtete Inductionsschläge eines Schlittenapparates ohne Helmholtz'sche Modification, einmal bei langsamem Gang (etwa 50 Schwingungen) und dann bei raschem Gang des Unterbrechers (etwa 300 Schwingungen in der Secunde). Primärer Strom von 4 Daniells hintereinander. Rollenabstand bis zur Beobachtung Nr. 22 7 Centim., von da an 0 Centim. Die Reizung begann jedesmal in dem Moment, wo das Signal vom Anfangspunct der Bahn abging und wurde so lange fortgesetzt, bis die ganze Bahnstrecke durchlaufen war.

---

1) Natürlich würde auch die Rolle der Pole die umgekehrte sein können; doch ist diess weniger wahrscheinlich.

2) Vergl. das zweite Heft der Jenaischen Zeitschrift. Bd. IV: Ueber Reizung der Muskelfaser durch den constanten Strom.

Tabelle VIII.

Nummer der Beobachtung.	Zeit in Secunden			Nummer der Beobachtung.	Zeit in Secunden		
	ohne Reiz.	bei langsamem Gang des Hammers.	bei raschem Gang des Hammers.		ohne Reiz.	bei langsamem Gang des Hammers.	bei raschem Gang des Hammers.
1	68	—	—	15	70	—	—
2	68	—	—	16	75	—	—
3	—	55	—	17	—	73	—
4	68	—	—	18	—	—	60
5	—	—	50	19	90	—	—
6	70	—	—	20	—	—	55
7	75	—	—	21	—	85	—
8	—	65	—	*22	90	—	—
9	85	—	—	23	—	25	—
10	—	—	60	24	55	—	—
11	70	—	—	25	100	—	—
12	80	—	—	26	115	—	—
13	75	—	—	27	—	—	25
14	—	—	50	28	—	35	—

Man sieht hier deutlich, dass bei schnellerem Gang des Hammers die mittlere Geschwindigkeit des Signals grösser als bei langsamem war, und ferner, dass stärkere Reize (Nr. 23 u. flg.) selbst bei langsamem Gang des Hammers die mittlere Geschwindigkeit bedeutend mehr steigerten, als schwache bei schnellem Gang des Unterbrechers. Dieser Unterschied der mittleren Geschwindigkeit bei verschieden starken Reizen könnte auf mehrere Weisen zu Stande gekommen sein. Einmal könnte die Geschwindigkeit in beiden Fällen zwar dasselbe Maximum, aber bei Reizung mit schwachen viel später als bei Reizung mit starken Schlägen erreicht haben. Zweitens aber könnte der Unterschied darauf beruhen, dass das Maximum, welches die Beschleunigung erreichte, bei Summirung starker Reize höher lag, als bei Summirung schwacher. Letzteres, was aus der Tabelle allerdings nicht mit Nothwendigkeit folgt, war hier der Fall und schon für das blosse Auge deutlich zu bemerken. Der Unterschied der mittleren Geschwindigkeit wurde aber noch vergrössert durch die grössere Schnelligkeit, mit der bei Reizung durch starke Schläge das Maximum erreicht ward.

Schickt man sehr starke Inductionsschläge, z. B. die eines grossen Ruhmkorff'schen Apparates, schnell nacheinander durch die Membran, so wird die Schnelligkeit, mit der sich das Signal bewegt, nicht höher gesteigert als durch einen einzelnen Inductionsschlag

von derselben Stärke, wohl aber wird die Dauer der Erregung grösser. Setzt man die Reizung längere Zeit fort, so lässt allmählich die Bewegung nach, doch ist es auffallend, wie lange man die Flimmerzellen mit starken Inductionsschlägen tetanisiren kann, ohne dass die Schnelligkeit des Signals abnimmt. Man sieht diess aus folgendem Versuch.

Versuch IX. Rachenschleimhaut in Kochsalz von 0,5 %. — Primärer Strom von 8 Daniells hintereinander. Rollenabstand 0 Mm. Der unterbrechende Hammer macht etwa 200 Schwingungen in der Secunde.

Tabelle IX.

Zeit der Beobachtung.	Zeit in Secunden		
	ohne Reiz.	mit Reizung ohne Helmholtz'sche Modification.	mit Reizung mit Helmholtz'scher Modification.
1 h. 15′	32. 30. 31.	—	—
—	32. 31. 29.	—	—
—	30. 28. 29.	—	—
1 h. 22′	—	17. 14. 15.	—
—	—	15. 14. 15.	—
—	—	16. 14. 15.	—
1 h. 25′	—	14. 14. 15.	—
—	—	15. 16. 16.	—
—	—	17. 16. 17.	—
—	—	16. 15. 15.	—
—	—	16. 16. 15.	—
—	—	15. 15. 16.	—
—	—	16. 16. 16.	—
—	—	16. 15. 16.	—
—	—	15. 15. 15.	—
—	—	14. 15. 14.	—
—	—	15. 15. 15.	—
—	—	15. 16. 15.	—
1 h. 40′	—	16. 16. 16.	—
—	—	15. 16. 16.	—
—	—	17. 15. 16.	—
—	—	16. 16.	—
1 h. 45′	17. 20. 20.	—	—
—	24. 23. 24.	—	—
—	26. 30. 30.	—	—
—	30. 30. 30.	—	—
1 h. 53′	—	—	21. 24. 24.
—	—	—	25. 25. 25.
—	—	—	26. 25. 26.

Zeit der Beobachtung.	Zeit in Secunden		
		mit Reizung	
	ohne Reiz.	ohne Helmholtz'sche Modification.	mit Helmholtz'scher Modification.
—	—	—	26. 26. 26.
—	—	—	26. 26. 26.
2 h. 3′	28. 30. 30.	—	—
—	32. 33. 32.	—	—
—	34. 35. 35.	—	—
—	35. 35. 33.	—	—
—	33. 35.	—	—

Beim Tetanisiren mit so starken Schlägen, wie im vorstehenden Versuch, findet immer auch Erwärmung der Membran statt. Der Antheil, den diese Erwärmung an der Beschleunigung der Bewegung hat, lässt sich nicht genau bestimmen, doch musste er sehr klein sein. Die Schnelligkeit des Signals änderte sich nämlich nicht, als ein kühler Luftstrom längere Zeit über das Präparat geführt wurde. Auch als ich in der Gaskammer unter dem Mikroskop mit Inductionsschlägen reizte, konnte ich keine Abnahme der beschleunigten Bewegung bemerken, wenn ein kühler Luftstrom längere Zeit über das Präparat geleitet ward. Nur wenn die Schläge sehr stark waren, und sehr rasch aufeinander folgten, machte sich nach einiger Zeit Verlangsamung bemerkbar. Diese trat aber ebenso früh ein, wenn ein kalter Luftstrom durch die Kammer ging, als wenn diess nicht der Fall war. Die beobachteten Veränderungen der Bewegung waren also der Elektricität direct, und nicht den thermischen Wirkungen derselben zuzuschreiben.

Die Verlangsamung der Bewegung, welche durch elektrische Schläge herbeigeführt wird, beruht meist auf gleichmässiger Abnahme der Frequenz und der Grösse der Schwingungen. Zuweilen bleiben die Bewegungen noch ziemlich lange wellenförmig, oft aber auch, besonders wenn die Untersuchungsflüssigkeit etwas concentrirter ist, werden sie kleiner und hakenförmig. Im Aussehen der Zellen ändert sich wenig oder nichts. Setzt man die Reizung mit starken Schlägen noch länger fort, so tritt endlich Stillstand ein. Schon mit einem einzelnen kräftigen Inductionsschlag ist es möglich, die Bewegung zu sistiren. Liegen die Zellen in indifferenten Lösungen, so werden sie dabei etwas trübe, die Kerne meist deutlich, dunkelrandig, und die Cilien stehen steif, entweder schräg nach vorn geneigt,

oder senkrecht auf der Oberfläche der dann oft kugelförmig gewordenen Zelle.

Hat sich die Flimmerbewegung durch den Einfluss elektrischer Schläge in indifferenten Flüssigkeiten verlangsamt, so erholt sie sich nicht wieder, wenn man die Zellen ruhig liegen lässt. Diess gilt wenigstens für solche Flimmerzellen, die aus dem lebenden Organismus entfernt sind. Am lebenden Frosch habe ich keine Versuche über etwaige Wiederherstellung der Bewegung vorgenommen.

Zuweilen gelang es, die Bewegung, wenn sie durch elektrische Schläge bloss verlangsamt war, durch Tetanisiren mit noch stärkeren Schlägen vorübergehend zu beschleunigen. Rasch folgte dann aber Verlangsamung und endlich Stillstand. Ob es möglich sei, durch den constanten Strom die erlahmte oder erloschene Bewegung wieder anzufachen, habe ich nicht untersucht. — Die Bewegung erwachte niemals wieder, wenn sie durch elektrische Schläge schon völlig zur Ruhe gebracht war. Es ist ganz gleichgiltig, mit welchen Mitteln man die Wiederbelebung versucht: Wasser, Salzlösungen, Alkalien, Säuren, Aether, Wärme, alle helfen nichts.

Die bisher mitgetheilten Versuche bezogen sich auf Flimmerzellen, die von möglichst indifferenten Flüssigkeiten bespült waren, also sich unter verhältnissmässig normalen Bedingungen befanden. Es war von Interesse, zu untersuchen, wie elektrische Stromschwankungen auf Flimmerzellen wirken, deren Bewegungen sich unter dem Einfluss anderer Agentien verlangsamt haben. Was ich darüber ermittelt habe, ist Folgendes.

Behandelt man Flimmerzellen in der Gaskammer solange mit reinem Wasser, bis die Bewegung unter Quellung der Zellen verlangsamt ist, und reizt man nun elektrisch, sei es durch Schliessung eines constanten Stromes oder durch einen oder mehrere kräftige Inductionsschläge, so tritt, ohne vorausgegangene Beschleunigung, rasch Stillstand ein, oder es verlangsamt sich wenigstens die Bewegung plötzlich stärker. Man beobachtet meist im Beginn der Reizung eine plötzliche Zunahme der Quellung. Die Zellen werden dann etwas trübe und die Kerne erscheinen als grosse, pralle Blasen mit grossem, rundem Kernkörperchen. Dauert die Reizung nur kurze Zeit, so dass sie nicht bis zum völligen Stillstand der Cilien führte, so kann sich die Bewegung nach dem Aufhören der Reizung wieder beschleunigen, um später dann dem gewöhnlichen Wasserstillstande Platz zu machen. Man kann die Verlangsamung durch elektrische Reizung auch

sehr deutlich an der ausgespannten Rachenschleimhaut mit Hilfe des Signals beobachten. Wäscht man die Membran längere Zeit mit destillirtem Wasser ab und schickt nun einen starken constanten Strom durch sie, so tritt unmittelbar nach der Schliessung eine vorübergehende Verlangsamung ein. So verlangsamte sich beispielsweise die Bewegung durch Schliessen eines constanten Stromes von 8 hintereinander verbundenen DANIELL'schen Elementen, von 0,12 Mm. auf 0,09 Mm. in der Secunde. Während der Strom geschlossen blieb, stieg die Geschwindigkeit allmählich wieder auf 0,1 und 0,12 Mm. Noch auffallender ist die Verlangsamung beim Tetanisiren mit Inductionsschlägen, doch kann hier die Erwärmung eine Rolle spielen.

Ganz ähnlich wie auf die durch Wasser verlangsamte Bewegung wirkt elektrische Reizung, wenn man die Thätigkeit der Cilien zuvor durch Ammoniakdämpfe in indifferenten Lösungen herabgesetzt hat: unter plötzlicher Zunahme der Quellung und ohne vorausgegangene Beschleunigung plötzliche Zunahme der Verlangsamung, bei stärkerer, oder länger dauernder Reizung bis zum Stillstand führend. Nach Aufhören der Reizung kann die Bewegung sich vorübergehend wieder erholen und nach Neutralisation des Alkali, durch Essigsäure z. B., sogar wieder eine ansehnliche Schnelligkeit erreichen.

Ebensowenig wie einen Ammoniakstillstand vermag elektrische Reizung allein einen Säurestillstand zu beseitigen. Hiervon habe ich mich öfter an Zellen überzeugt, die in Kochsalz von 0,5 % in der Gaskammer lagen, und durch Essigsäuredämpfe vorsichtig zur Ruhe gebracht waren. — Dasselbe gilt für Zellen, die durch Aether- oder Chloroformdämpfe narcotisirt sind, und für solche, die sich in der Wärmestarre befinden. Somit äussert sich die erregende Wirkung der Elektricität nur bei Zellen, die sich in indifferenten Flüssigkeiten, wie Serum, oder in etwas zu concentrirten Lösungen neutraler Stoffe, wie Kochsalz, befinden. Ueberschreitet die Concentration der Kochsalzlösung 2,5 %, so versagt auch die Elektricität ihren belebenden Einfluss. — Die Bedingungen, unter denen elektrische Stromschwankungen erregend wirken, sind, wie man sieht, fast genau dieselben, unter denen auch höhere Wärmegrade die Bewegung beschleunigen.

Zum Schluss sei noch bemerkt, dass die Wirkung der Elektricität sich ebensogut an vollkommen isolirten, frei schwimmenden Flimmerzellen äussert, wie an solchen, die noch im Zusammenhang auf der Schleimhaut sitzen.

Eine Fortleitung der Erregung in der unversehrten Schleimhaut lässt sich durch das Experiment nicht nachweisen. Zwar sieht man bei Anwendung starker Ströme oft, dass die Bewegung noch in

ziemlich grosser Entfernung von der intrapolaren Strecke sich beschleunigt. Diese Beschleunigung wird aber nachweisbar immer direct durch Stromzweige hervorgebracht. Sie nimmt an Grösse mit der Entfernung von der intrapolaren Strecke ab und bleibt bestehen, wenn man den physiologischen Zusammenhang der betreffenden Schleimhautstelle mit der intrapolaren Strecke durch Schneiden oder Quetschen aufhebt. Bei schwächeren Reizen und bei kurzer intrapolarer Strecke beschränkt sich die Erregung auf die letztere. Auch von chemischen Agentien, wie Säuren und Alkalien, habe ich, was hier beiläufig bemerkt sei, niemals eine andere als rein locale Wirkung selbst auf vollkommen intacten noch im lebenden Thier befindlichen Schleimhäuten gesehen. Doch sprechen einige Erscheinungen, auf die wir später noch zurückkommen werden, dafür, dass wirklich ein Vorgang, analog der Erregung, auf unversehrten Schleimhäuten von Zelle zu Zelle sich fortpflanzen könne. —

B. Versuche an Flimmerzellen wirbelloser Thiere.

1. Einfluss des Wassers.

Die Flimmerbewegung der Süsswassermollusken, z. B. der Kiemen von Anodonta, die der Fühler von Planorbis, Paludina u. a., wird durch Wasser viel weniger intensiv als die Flimmerbewegung der Wirbelthiere beeinflusst. In Brunnen- und Flusswasser können die Cilien viele Stunden, ja Tage lang thätig bleiben. Im Laufe dieser Zeit lösen sich die Zellen nicht selten von ihrer Unterlage ab, isoliren sich vollkommen, und verfallen dann unter Quellung und theilweiser Coagulation ihres Protoplasma allmählich der Verwesung. Auch auf den isolirten und kuglig gewordenen Zellen schwingen die Haare oft noch Stunden lang, doch lässt die Stärke der Bewegung auf den isolirten Zellen bald nach. In destillirtem Wasser erlöschen die Bewegungen früher, doch ebenfalls erst nach Stunden. Verdrängen von Fluss- oder Sumpfwasser durch destillirtes Wasser bewirkt oft eine vorübergehende geringe Beschleunigung und Verstärkung der Bewegung. In viel stärkerem Maasse zeigt aber das Wasser eine belebende Wirkung, wenn die Zellen durch Salzlösungen von mässiger Concentration (Kochsalz von 0,25 % bis 1 % z. B.) ruhig gemacht worden waren. Stillstand durch Säuren konnte durch Auswaschen mit Wasser nicht

aufgehoben werden, wol aber der Ammoniakstillstand, wenn er vorsichtig herbeigeführt war.

Die in destillirtem Wasser zur Ruhe gekommenen Flimmerhaare von Anodonta, Paludina u. a. konnte ich durch Ammoniak, durch Säuren, Aether, Wärme nicht wiederbeleben. Auch mit schwächeren Kochsalzlösungen gelang diess nur selten und dann nur sehr vorübergehend.

Ganz anders ist der Einfluss des Wassers auf die Flimmerbewegung der in Salzwasser lebenden Mollusken. Hier dienten als Untersuchungsobject die zwei Arten Flimmerepithel von den Kiemen der Auster. Setzt man zu einem in lebhafter Bewegung befindlichen und in Salzwasser gelegenen Präparat reines Wasser, oder Flusswasser, so erlischt die Bewegung in wenigen Secunden, während sogleich die Flimmerhaare blitzschnell aufquellen und unsichtbar werden. Durch wasserentziehende Mittel, z. B. Kochsalzlösungen von 2 % bis 3 %, gelingt es nicht, die Wimpern wieder zur Ansicht zu bringen; an ihrer Stelle erscheint dann ein feines unförmliches Gerinnsel. Ebensowenig vermögen andere Mittel die Wimpern wieder herzustellen.

Aehnlich wie reines Wasser, doch im Allgemeinen langsamer, wirken auch sehr verdünnte Salzlösungen, wie Kochsalz von 0,5 % und darunter. Günstig wirkt Wasser wie es scheint nur dann, wenn stärkere Salzlösungen auf die Flimmerzellen eingewirkt haben.

II. Einfluss von Salzlösungen.

Schon sehr verdünnte Kochsalzlösungen bewirken bei den Flimmerhaaren der Süsswassermollusken Stillstand; Lösungen von 0,25 % bis 0,5 % thun diess schon innerhalb einiger Minuten, höhere Concentrationsgrade noch viel schneller. Die Schwingungen werden im Laufe der Verlangsamung sehr klein, fast immer hakenförmig. Die Cilien und Zellenkörper schrumpfen dabei deutlich zusammen, werden glänzender, stärker lichtbrechend. Verdünnen mit Wasser oder mit äusserst schwachen Salzlösungen kann die Bewegungen wieder erwecken, indem zugleich die Zellen und Haare ihr normales Ansehen nahezu oder völlig wiedergewinnen. Doch darf die erste Salzlösung nicht zu concentrirt gewesen sein, weil sonst beim Verdünnen mit Wasser die Flimmerhaare leicht zerstört, scheinbar aufgelöst werden. Nur ein in äusserst verdünnter Kochsalzlösung eingetretener Stillstand kann ausser durch Wasser auch durch Ammoniak, durch Aether, Alkohol, Wärme aufgehoben werden. Säuren, auch in noch so kleiner Menge, erwiesen sich fast stets erfolglos. Nur in vereinzelten

Fällen zeigte sich bei Durchführung von wenig Kohlensäure- oder Essigsäuredämpfen hier und da eine sehr schwache Beschleunigung, selbst ein Wiedererwachen einzelner Cilien zu kleinen langsamen Bewegungen. Diesem folgte aber immer sehr schnell Stillstand.

Bei der Auster bedarf es starker Kochsalzlösungen, um die Bewegung zu sistiren. In Lösungen von 1,5 % bis 3 % geht die Flimmerung sehr gut weiter. Höhere Concentrationsgrade bewirken Stillstand unter Schrumpfung. Dieser kann durch vorsichtiges Verdünnen mit Wasser wieder aufgehoben werden; aber immer scheinen die Wimpern nach dem Kochsalzstillstande leichter durch Wasser zerstört zu werden als vorher.

Bei schwächeren Graden des Kochsalzstillstandes erweisen sich Ammoniak, Aether, Wärme, elektrische Stromschwankungen meist als Belebungsmittel. Durch Säuren wird man niemals eine auffallende Beschleunigung oder ein Wiedererwachen lebhafter Bewegungen erzielen können.

III. Einfluss von Säuren.

Der belebende Einfluss, welchen, wie wir fanden, alle Säuren auf die Flimmerbewegung der Wirbelthierschleimhäute ausüben, wird bei den Flimmerzellen der Süss- und Seewassermollusken nur in wenigen Fällen gefunden. Wie wir sahen, lösten Säuredämpfe bei jenen die Flimmerruhe, wenn sie durch Steigerung der Concentration des umhüllenden Mediums, durch Einwirkung reinen Wassers oder durch Alkalien herbeigeführt war. Die Flimmerzellen der Mollusken werden dagegen nur dann durch Säuren zu energischer Thätigkeit erweckt, wenn sie vorher durch Beimischung von Alkalien zu dem sie umspülenden Wasser gelähmt waren.

Das Wiedererwecken der Zellen durch Säuren aus dem Alkalistillstande lässt sich an allen Flimmerzellen der verschiedensten Wirbellosen mit grösster Leichtigkeit constatiren. Man benutzt natürlich die Gaskammer. Erst leitet man schwach mit Ammoniak oder kohlensaurem Ammoniak geschwängerte Luft über das Präparat, das sich am besten in möglichst indifferenter Flüssigkeit, also Fluss- oder Seewasser, befindet. Sowie die Bewegung dem völligen Stillstande nahe ist oder eben still steht, was je nach dem Ammoniakgehalte der durch die Kammer geführten Luft in Secunden oder Minuten zu geschehen pflegt, lässt man schwach mit Säuredämpfen (Essigsäure, Salzsäure) beladene Luft durch die Kammer streichen. Es dauert nur wenige Augenblicke

und die Bewegung ist wieder in vollem Gange. Sie erreicht bei vorsichtigem Experimentiren — welches darin besteht, dass man nur mit eben ausreichenden Mengen von Alkali und Säure arbeitet — die normale Höhe wieder. Waren die Zellen vorher unter dem Einfluss des Ammoniak etwas aufgequollen und blasser geworden, so nehmen sie nun unter Einwirkung der Säure ihr normales Ansehen wieder an. Unterbricht man, sobald diess erreicht ist, die Säurezufuhr und verdrängt das Gasgemisch in der Kammer durch reine atmosphärische Luft, so bleibt die Bewegung fortbestehen, als ob sie niemals unterbrochen gewesen wäre. Nur ein geringer Säureüberschuss aber genügt, um unter plötzlicher Trübung der Zellen die Bewegung wieder zu sistiren. Auch die Flimmerhaare selbst, in normalem Zustande vollkommen glashell und durchsichtig, werden dann fast momentan getrübt und nehmen, wie die Zellen, eine bräunliche Farbe an. Die Trübung in den Zellen ist ganz diffus, gröbere Niederschläge sind nicht zu erkennen, doch werden die Zellenleiber oft fast vollkommen undurchscheinend und (bei durchfallendem Licht) dunkelbraun. Man sieht desshalb in vielen Fällen die Kerne nicht. Diese Veränderungen in den Zellen der Mollusken, welche der Säurestillstand u. a. mit dem Aether- und Chloroformstillstande gemein hat, verschwinden wieder, sobald die Säure durch Ammoniakdämpfe neutralisirt wird, und in der Regel erwacht dann auch die Bewegung wieder. Wie bei den Flimmerzellen des Frosches, ist es auch hier bei einiger Vorsicht möglich, Säure- und Alkalistillstand vielmal nacheinander wechseln zu lassen. Auch mit den Opalinen aus dem Darmcanale des Frosches gelingt diess.

Wie durch Essigsäure und Salzsäure, kann man den Ammoniakstillstand auch durch Kohlensäure beseitigen. Und zwar gelingt diess so leicht und an allen Flimmerzellen aller möglichen Wirbellosen, dass ich nicht begreife, wie Kühne der Versuch niemals glücken konnte. Man braucht gar nicht mit besonderer Vorsicht zu verfahren; ein vollkommener Stillstand, durch Ammoniak oder kohlensaures Ammoniak erzeugt, löst sich in wenigen Secunden, wenn ein Strom reiner Kohlensäure über das Präparat streicht. Oft genügt schon die Exspirationsluft zum Wiedererwecken. — Auf der anderen Seite können die Zellen der Mollusken Minuten lang in einer Atmosphäre von reiner Kohlensäure stillstehen und bei Durchsaugen von atmosphärischer Luft wiedererwachen. Hier wie bei den Zellen der Wirbelthiere bedarf es keines Alkali, um den Kohlensäurestillstand aufzuheben. Beim Durchführen von gewöhnlicher Luft, selbst von reinem Wasserstoff, verschwindet die mit dem Säurestillstande einhergehende Trübung in den Zellen und das Wimperspiel beginnt wieder. Von einem specifisch

schädlichen Einfluss der Kohlensäure, den KÜHNE ihr zuschreibt, kann also keine Rede sein. Nur bei lange fortgesetztem Durchführen reiner Kohlensäure oder stark mit Kohlensäure beladener Luft kann es, unter zunehmender Trübung der Zellen, so weit kommen, dass die Bewegung beim Durchsaugen von Luft, selbst wenn dasselbe lange fortgesetzt wird, nicht wiederkehrt. Auch die Trübung der Zellen verschwindet dann nicht mehr. Dann kann man aber meist noch durch Zufuhr von etwas Ammoniak den Stillstand aufheben und zugleich die Zellen wieder durchsichtig machen.

Während somit die Wirkung der Säuren beim Alkalistillstande für die Flimmerzellen der Wirbellosen dieselbe ist, wie für die der Wirbelthierschleimhäute, zeigt sich ein beträchtlicher Unterschied, wenn man die Zellen durch Steigerung der Concentration des Mediums zur Ruhe gebracht hat und nun Säuren einwirken lässt. Weit entfernt, wie bei den Flimmerzellen des Frosches die Bewegung wieder zu erwecken, scheint es auf den ersten Blick, dass Säuredämpfe die Bewegung der Flimmerzellen von Mollusken, wenn dieselbe in etwas zu concentrirter Kochsalzlösung nachgelassen hatte, nur noch schneller zur völligen Ruhe bringen. In der That, legt man Zellen von den Kiemen der Anodonta, oder anderer Süsswassermollusken in Kochsalzlösung von 0,5 bis 1 % und wartet man, bis die Bewegungen dem Stillstande nahe sind, dann sieht man sofort überall Ruhe eintreten, wenn ein mit etwas Essigsäure- oder Salzsäuredampf versetzter Luftstrom über das Präparat geleitet wird. Die Zellen werden dabei trübe, die Cilien steif und ebenfalls dunkler. Auch wenn man der Luft nur sehr wenig Säuredampf beimischt, und die Zellen durch langsame und möglichst geringe Steigerung der Concentration gelähmt hat, gelingt es doch nie, das Wimperspiel zu einer merklichen Lebhaftigkeit anzuregen, geschweige denn es zu dem hohen Grade der Energie zu erwecken, wie diess bei den Flimmerzellen von Wirbelthierschleimhäuten der Fall ist. Aber es ist nicht zu verkennen, dass bei so vorsichtigem Experimentiren oft eine Beschleunigung die erste Wirkung der Säurezufuhr ist. Ich habe mich hiervon bei Süsswassermollusken wie bei der Auster (wo man natürlich stärkere Salzlösungen, 4 — 5 %, als Medium gebrauchen muss) öfter überzeugt. Man muss zu solchen Beobachtungen Zellen aussuchen, deren Cilien nur noch eine oder wenige Schwingungen in der Secunde machen, und deren Schwingungsebene parallel der Ebene des Objecttisches liegt. Nur dann kann man nämlich ausser über Aenderungen der Frequenz auch über kleinere Aenderungen der Excursionsweite genau unterrichtet werden. Man zählt nun eine Zeit lang die Schwingungen und führt,

wenn die Frequenz während dieser Zeit gleich geblieben oder kleiner geworden ist, äusserst verdünnte Säuredämpfe durch die Kammer. Zählt man nun wieder, so wird in den meisten Fällen eine deutliche Steigerung der Frequenz, ohne Abnahme der Excursionsweite gefunden. Zuweilen betrug diese Steigerung das Doppelte und mehr: z. B. von 4 Schlägen in 5 Secunden auf 9, von 3 auf 7. Die Steigerung trat fast immer allmählich ein und hatte etwa im Laufe einer halben Minute erst den Höhepunct erreicht. Sie konnte sich Minuten lang erhalten; bei nur wenig gesteigerter Säurezufuhr trat aber Stillstand ein. —

Besser als bei den Flimmerzellen der Mollusken lässt sich die erregende Wirkung der Säuren bei Kochsalzstillstand an Opalinen vom Frosch wahrnehmen. Hier ist es, namentlich mittels Kohlensäure, nicht schwer, die Bewegungen ziemlich erheblich zu verstärken, wenn sie in Kochsalzlösung, von 1% etwa, nachgelassen hat. Ja sie kann selbst aus völligem Stillstande wiedererwachen, wennschon niemals bis zu erheblicher Höhe. Auch hier tritt aber bei nur wenig gesteigerter Säurezufuhr Stillstand ein.

In den Fällen, wo die Wimperbewegung der Wirbellosen durch Sauerstoffentziehung (z. B. in einer Wasserstoffatmosphäre), durch Aether, Alkohol, Chloroform, Metallsalze, höhere Wärmegrade oder starke elektrische Reize gelähmt ist, vermögen Säuren keinen belebenden Einfluss auszuüben. Sie beschleunigen im Gegentheil den Eintritt des Stillstandes, wenn er noch nicht völlig ausgebildet war.

Unter den Mitteln, welche einen Säurestillstand aufheben können, stehen, wie schon erwähnt, auch bei Wirbellosen die Alkalien obenan. Leichtere Grade des Stillstandes können aber auch durch Auswaschen der Zellen mit Wasser (bei Süsswassermollusken) oder $1\frac{1}{2}$ bis 3%iger Kochsalzlösung (bei Seethieren) aufgehoben werden. Die Bewegungen pflegen aber dann niemals die Stärke zu erreichen, wie nach Neutralisation der Säure durch ein Alkali. Bei Kohlensäure-Stillstand genügt, wie oben gleichfalls gemeldet, in der Regel ein Luftstrom.

IV. Einfluss von Alkalien.

Die Veränderungen, welche die Flimmerbewegung unter dem Einfluss von Alkalien erleidet, sind bei Wirbellosen im Wesentlichen dieselben, wie bei Wirbelthieren. Doch zeigt sich auch hier wie bei den Säuren eine grössere Empfindlichkeit auf Seite der Flimmerzellen Wirbelloser. Es bedarf viel geringerer Mengen, Ammoniakgas z. B.,

um die im adäquaten Medium (Süss- oder Seewasser) in höchster Energie stattfindende Bewegung auszulöschen. Brauchte man bei Flimmerzellen vom Frosch, die in indifferenter Flüssigkeit lagen, eine halbe, ja mehrere Minuten, um die Bewegung vom Maximum ihrer Schnelligkeit auf Null herabzusetzen, so genügen hierzu — alle übrige Bedingungen gleichgesetzt — bei Wirbellosen (Anodonta, Paludina etc., Ostrea) 10 Secunden. Derselbe Unterschied zeigt sich bei Anwendung von verdünnter Kali- oder Natronlösung. Der Alkalistillstand tritt also bei Wirbellosen leichter ein. Auch hier begleitet den Alkalistillstand ein gleichmässiges Aufschwellen und Erblassen der Zellen. —

Belebend wirken die Alkalien auf die Flimmerbewegung Wirbelloser hauptsächlich dann, wenn vorher Säure eingewirkt hatte. Beim Wiederbeginn der Bewegung verschwindet die durch die Säure hervorgerufene Trübung in den Zellen. War die Säurestarre nur bis zu einem leichten Grad gediehen, so lässt sich durch ausreichende Ammoniakzufuhr das Wimperspiel in seiner anfänglichen Stärke wiederherstellen. Ebenso durch Kali oder Natron.

Der Kochsalzstillstand kann, wenn er vorsichtig herbeigeführt ward, ebenfalls durch Ammoniakgas gehoben werden. Doch ist die Grösse, welche die Schnelligkeit der Bewegung auf diese Weise wieder erreichen kann, nie so bedeutend, wie wir das bei den Flimmerzellen vom Frosch sahen. Der Ammoniakgehalt der durch die Kammer geführten Luft muss sehr klein und die Bewegung unter dem Einfluss der concentrirteren Kochsalzlösung noch nicht völlig erloschen sein, wenn man eine merkliche und etwas anhaltende Beschleunigung erzielen will. Im andern Falle, d. h. bei zu starker Ammoniakzufuhr, wird das Stadium der Beschleunigung unterdrückt und man bekommt sogleich Ammoniakstillstand, der dann durch Säuren gehoben werden kann.

Einen entschieden hemmenden Einfluss üben Alkalien auf die Flimmerbewegung der Mollusken, wenn die Bewegung durch ein Quellung bewirkendes Agens vorher verlangsamt war. Diess sieht man z. B. an Flimmerzellen von den Kiemen der Auster sehr gut, wenn man auf sie erst zu verdünnte Kochsalzlösung (0,5 % etwa), bis zum Eintritt bedeutender Verlangsamung, einwirken lässt und nun schwache Ammoniakdämpfe zuführt. Sofort stehen, unter Zunahme der Quellung, die Wimpern still. Hier ist also das Verhalten das nämliche, wie bei den Flimmerzellen der Wirbelthierschleimhäute, und dasselbe gilt vom Einfluss der Alkalien bei Stillstand oder Verlangsamung durch Aether, Chloroform oder Metallsalze. Auch in diesem Falle

zeigen die Alkalien sich ohne belebende Wirkung, ja sie beschleunigen sogar den Eintritt des Stillstandes.

Der Wasserstoffstillstand wird, wenn er nicht in einer etwas zu concentrirten oder gar schwach sauren Flüssigkeit stattfindet, durch Alkalien ohne gleichzeitige Sauerstoffzufuhr nicht aufgehoben. Die hierauf bezüglichen Versuche wurden in derselben oben beschriebenen Weise, wie an den Flimmerzellen vom Frosch angestellt. —

Ist durch geringen Ueberschuss von Alkali, z. B. Ammoniak, Stillstand eingetreten, so erwecken, wie schon erwähnt, Säuren — auch Kohlensäure — die Bewegungen wieder. In vielen Fällen genügt selbst Auswaschen des Alkali mittels indifferenter Flüssigkeiten, also Süss- oder Seewasser.

V. Einfluss vom Wasserstoff und Sauerstoff.

In reinem Wasserstoffgas erlischt die Flimmerbewegung der Wirbellosen wie die der Wirbelthiere viel früher, als in einem indifferenten sauerstoffhaltigen Gasgemisch, z. B. atmosphärischer Luft. Wie bei den Zellen des Frosches tritt aber der Stillstand in einer Atmosphäre von reinem Wasserstoff erst ein, lange Zeit nachdem schon aller Sauerstoff aus der Flüssigkeit ausgetrieben ist. Bei Anwendung meiner Gaskammer waren zur völligen Ausbildung des Stillstandes immer einige Stunden nöthig, während die beiden Absorptionsbänder des Sauerstoffhaemoglobin regelmässig schon nach 10 bis höchstens 15 Minuten verschwunden waren. Ich bin hierin also in Widerspruch mit Kühne, welcher, nach seinen bereits erwähnten Versuchen an Anodonta, die Anwesenheit von freiem oder locker (wie im Sauerstoffhaemoglobin) gebundenem Sauerstoff für eine Bedingung des Zustandekommens der Flimmerbewegung erklärt. Aus meinen Erfahrungen folgt dagegen, dass die Flimmerbewegung Stunden lang fortbestehen kann, ohne dass gleichzeitig durch die Zellen Sauerstoff aufgenommen wird.

Bei der Wichtigkeit der Frage für die Beurtheilung der chemischen Vorgänge, welche der Flimmerbewegung zu Grunde liegen, habe ich mir die Entscheidung dieser Differenz besonders angelegen sein lassen. Trotzdem kann ich nicht mit einiger Sicherheit angeben, woran es gelegen haben mag, dass Kühne den Stillstand so viel früher als ich, und immer gerade in dem Moment eintreten sah, wenn alles Sauerstoffhaemoglobin reducirt war. Man könnte daran denken, dass geringe Verunreinigungen des Wasserstoffs, mit Phosphorwasserstoff, Arsen-

wasserstoff z. B., welche äusserst schädlich auf die Flimmerbewegung wirken, in Kühne's Versuchen den früheren Eintritt des Stillstandes bewirkt hätten; oder, was vielleicht eher anzunehmen, dass während des Durchströmens von Wasserstoff durch die Gaskammer die Concentration des Tropfens, in dem die Zellen lagen, zugenommen habe. Letzteres kann in der That leicht geschehen, wenn mit dem Wasserstoffstrome nicht zugleich hinreichend Wasserdampf zugeführt wird und vor Allem auch, wenn das Präparat in einem flachen Tropfen liegt und der Wasserstoff darüber in starkem Strome, wie der Wind über eine Lache hinstreicht. Doch lässt sich hierüber um so weniger etwas Bestimmtes sagen, als in Kühne's Beschreibung seiner Versuche hierauf nicht Rücksicht genommen ist, und auch nähere Zeitangaben von Kühne nicht gemacht sind.

Darin stimme ich mit Kühne vollkommen überein, dass sehr wenig Sauerstoff genügt, um den Wasserstoffstillstand aufzuheben. Lässt man nur soviel Sauerstoff zutreten, dass die Bewegung eben wieder in Gang kommt, und führt dann wieder reinen Wasserstoff durch die Kammer, so tritt der zweite Wasserstoffstillstand ansehnlich schneller als der erste ein, oft schon nach einigen Minuten. Lässt man dagegen Minuten lang atmosphärische Luft über das Präparat streichen — wobei dann die Bewegung eine bedeutende Höhe wieder erreichen kann — so bedarf es längeren Durchleitens ($^1/_2$ Stunde u. m.) von Wasserstoff, um alle Cilien wieder zur Ruhe zu bringen. Die Zellen scheinen also während des Durchleitens von atmosphärischer Luft Sauerstoff aufgespeichert zu haben.

Andere Mittel, den Wasserstoffstillstand — vorausgesetzt, dass die Zellen dabei in indifferenter Flüssigkeit lagen — zu beseitigen, habe ich nicht gefunden. Reiner Sauerstoff beschleunigt die Bewegung bei Wirbellosen auch, wenn sie sich bei Gegenwart atmosphärischer Luft in etwas zu concentrirten Lösungen indifferenter Stoffe, Kochsalz, Zucker z. B., verlangsamt hat.

VI. Einfluss von Aether, Alkohol und Chloroform.

Aether und Alkohol äussern bei den Wirbellosen fast unter denselben Umständen, wie bei den Flimmerzellen der Wirbelthierschleimhäute, einen erregenden Einfluss, nämlich vor Allem dann, wenn die Bewegung durch wasserentziehende, übrigens indifferente Mittel verlangsamt war. Doch wird man niemals eine so bedeutende Beschleunigung der Bewegung erzielen, wie bei Wirbelthieren. Sehr leicht folgt auf das Stadium der Erregung Verlangsamung und Stillstand; es

reichen hierzu schon sehr kleine Mengen von Aetherdampf aus. — Die Aetherruhe, in welcher die Zellen diffus getrübt und dunkel erscheinen, kann, wenn sie durch eine möglichst kleine Aethermenge herbeigeführt war, durch atmosphärische Luft wieder gehoben werden. War die Aethereinwirkung zu stark gewesen, dann bleibt die Trübung der Zellen beim Durchsaugen von Luft bestehen und die Bewegung erwacht nicht wieder, welche Mittel man auch zu ihrer Wiederbelebung anwenden möge. — Vom Alkohol gilt dasselbe wie vom Aether. —

Chloroform bewirkt auch bei den Wirbellosen, unter allen Umständen und ohne vorausgehende Beschleunigung, Verlangsamung, bei gesteigerter Zufuhr Stillstand unter Trübung der Zellen. Leichte Grade der Chloroformnarkose werden durch atmosphärische Luft beseitigt, höhere Grade sind durch kein Mittel aufzuheben. Also hierin Uebereinstimmung zwischen den Zellen der Wirbellosen und der Wirbelthiere! Im Allgemeinen sind jedoch die Zellen der Wirbellosen, besonders der Süsswassermollusken [1]), gegen Aether, Alkohol und Chloroform empfindlicher als die Zellen der Wirbelthiere.

VII. Einfluss von Giften.

Die wenigen Versuche, welche ich über den Einfluss von giftigen Alkaloiden auf die Flimmerbewegung Wirbelloser angestellt habe, gaben dasselbe Resultat wie die Versuche an den Flimmerzellen der Frösche. Der Einfluss von Curare, Strychnin, Veratrin, Morphium, Atropin, Calabarextract, hängt nur von der Reaction und Concentration der Auflösung ab; in kleinen Mengen indifferenten Flüssigkeiten zugesetzt, sind die genannten Körper ohne Einfluss. Wahre Gifte sind dagegen auch für die Flimmerzellen der Wirbellosen, die Salze der schweren Metalle. Diese führen schon in minimalen Gaben Tod der Zellen unter Trübung ihres Inhalts herbei.

VIII. Einfluss der Wärme.

Temperatursteigerung bewirkt auch bei Wirbellosen in den Fällen Beschleunigung der Bewegung, wo die Verlangsamung infolge von Wasserentziehung (durch Einwirkung concentrirter Kochsalzlösungen z. B.) eingetreten war; nicht aber, wenn Quellung, Einwirkung von Säuren, Aether, Chloroform, Metallsalzen die

1) Hieran mag wol der grössere Absorptionscoëfficient des Wassers für genannte Körper hauptsächlich schuld sein.

Ursache der Verlangsamung war. Dann pflegt im Gegentheil der Eintritt des Stillstandes beschleunigt zu werden.

Durch Erwärmung auf Temperaturen von 40° und mehr werden die Flimmerzellen der Süss- und Seewassermollusken in Stillstand versetzt. Man muss auch hier zwei Grade des Wärmestillstandes unterscheiden. Der erste Grad, welcher dadurch charakterisirt ist, dass er durch blosses Abkühlen wieder aufgehoben wird, tritt bei kurzem Erwärmen auf 40 bis etwa 44° ein, oder nach längerem Erwärmen auf etwas niedrigere Grade. Die Zellen müssen sich hierbei aber in indifferenten, oder ein wenig zu concentrirten Flüssigkeiten befinden. Sind die Flüssigkeiten zu verdünnt (bei der Auster z. B. Kochsalz von 0,5 oder 1%), so tritt der erste Grad des Wärmestillstandes schon bei niedrigeren Temperaturen ein. — Der zweite Grad der Wärmestarre, der durch Abkühlen nicht gehoben wird, tritt beim Erwärmen auf etwa 45°, wie es scheint, plötzlich ein. Aber auch bei länger fortgesetztem Erwärmen auf 40° wird der zweite Grad erreicht. Die Zellen, deren Inhalt getrübt und bräunlich erscheint, sind dann todt. — Ueber die Einwirkung niederer Temperaturgrade sind die Angaben von Roth zu vergleichen. —

IX. Einfluss der Elektricität.

Die wenigen Versuche, welche ich zur Ermittlung des Einflusses der Elektricität auf die Flimmerbewegung an Wirbellosen anstellte, ergaben in den Hauptpuncten vollkommene Uebereinstimmung mit dem, was wir bei Wirbelthieren gefunden hatten. Ich habe desshalb unterlassen, alle die an der Rachenschleimhaut vom Frosch angestellten Versuche, welche mehr specielle Fragen betreffen, auch an Wirbellosen zu wiederholen. — Als Versuchsobjecte dienten die Flimmerzellen von den Kiemen verschiedener Süsswassermollusken und der Auster. — Das Gesetz, dass nur elektrische Dichtigkeitsschwankungen, nicht aber der Strom in beständiger Dichte erregend wirken, fand sich bestätigt. Die Bedingungen, unter welchen Beschleunigung der Bewegung durch elektrische Reizung eintreten kann, scheinen dieselben zu sein, wie bei den Zellen des Frosches. Vornehmlich dann ist die Erregung deutlich, wenn die Thätigkeit der Zellen durch gelinde Wasserentziehung, also z. B. durch Einwirkung etwas zu concentrirter Kochsalzlösung, vorher vermindert war. — Die Erregung durch einen einzelnen Inductionsschlag äussert sich nicht als eine einzelne Schwingung oder Zuckung des gereizten Haares, sondern besteht in einer im Allgemeinen rasch zunehmenden, langsamer wieder abnehmenden Beschleu-

nigung der rhythmischen Bewegungen der Cilie. Die Wirkungen kurz aufeinander folgender Schläge summiren sich. Durch einzelne sehr starke Schläge oder länger fortgesetztes Tetanisiren werden die Zellen getödtet. Ein dem Tetanus vergleichbarer Stillstand der Cilien, der beim Aufhören der Reizung der regelmässigen Bewegung wieder Platz machte, kommt nicht vor.

C. Versuche an Spermatozoën.

Die vielen Analogien, welche die bisherigen Untersuchungen zwischen Flimmer- und Spermabewegung bereits aufgedeckt hatten, forderten zu einer neuen Vergleichung der Bedingungen beider Bewegungen auf. Ich habe desshalb einen grossen Theil der an den Flimmerzellen angestellten Versuche an den Spermatozoën des Frosches wiederholt. Eine Anzahl dieser Versuche ist nicht neu: sie sind von älteren Untersuchern, vor Allem von KÖLLIKER [1]) bereits beschrieben. Wir werden ihre Resultate zum Theil nur zu bestätigen haben. Der Besitz einer Gaskammer gab uns aber zugleich den Vortheil, eine Reihe von Versuchen anstellen zu können, die früher unmöglich waren. Es war so möglich, den Einfluss der Sauerstoffentziehung und Sauerstoffzufuhr zu untersuchen und eine Reihe von Stoffen, wie Säuren, Ammoniak, Aether, Alkohol, Chloroform nicht in wässrigen Lösungen, wie das von den früheren Untersuchern gethan ist, sondern in Dampfform dem Objecte zuzuführen. Aus letzterem Umstande erklären sich die abweichenden Resultate, zu denen wir in Betreff der Wirkung jener Stoffe gekommen sind.

Die ausgebreiteten Untersuchungen von KÖLLIKER haben in dem Verhalten gegen Reagentien eine so grosse Uebereinstimmung zwischen den Samenfäden der verschiedensten Wirbelthiere kennen gelehrt, dass es für unsere Zwecke überflüssig erschien, an Spermatozoën verschiedener Thierarten zu experimentiren. Es wurden desshalb fast ausschliesslich die Samenfäden des Frosches (Rana temporaria) zur Beobachtung ausgewählt.

---

1) A. KÖLLIKER, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. In Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII. p. 201—272. 1855.

I. Einfluss des Wassers.

Drückt man aus dem Testikel eines Winterfrosches ein Tröpfchen der dickflüssigen Samenmasse aus, so zeigen die Fäden weder bei sogleich angestellter Untersuchung noch später Bewegung. Nur ausnahmsweise sind einzelne Fäden, wie schon ANKERMANN [1]) fand, in Bewegung. Lässt man nun einen Tropfen destillirten oder Brunnenwassers zufliessen, so erwachen an allen Stellen, im Moment, wo das Wasser sie erreicht, die lebhaftesten Bewegungen. Dieselben lassen jedoch bald nach, und zwar hängt es von der Menge des zugeführten Wassers ab, wie bald diess geschieht. Wird z. B. ein Tröpfchen Sperma mit etwa dem vierfachen Volum Wasser vermischt, so lassen die Grösse und Frequenz der Bewegungen nach einigen Minuten nach. Die Fäden quellen hierbei allmählich auf: der Kopf- und Schwanztheil werden blasser und dicker. Fast bei allen tritt Oesen- und Schlingenbildung am Kopfende ein. — Nach zehn Minuten findet man schon sehr viele Fäden still und nach Verlauf einer Stunde selten noch einen in Bewegung. — Bei Zusatz von weniger Wasser bleibt die Bewegung länger bestehen, die Fäden quellen langsamer.

Sind anfangs bewegliche Samenfäden nach längerem Liegen in sogenannten indifferenten Flüssigkeiten, wie in Blut, Blutserum, zur Ruhe gekommen, so erweckt Wasserzusatz gleichfalls meist heftige Bewegungen. Wir müssen hier indessen wie bei der Flimmerbewegung zwei Fälle unterscheiden. Der Stillstand, welcher in »indifferenten« Flüssigkeiten »von selbst« eintritt, kann nämlich einmal — und zwar ist diess weitaus am häufigsten — darauf beruhen, dass die angeblich indifferente Lösung in der That etwas zu concentrirt ist, oder es im Laufe der Beobachtung durch Verdunstung wurde [2]). Je geringer die Ueberschreitung des Indifferenzpunctes der Concentration ist, desto später beobachtet man dann die Verlangsamung und den Stillstand der Bewegungen. — Der Stillstand kann aber zweitens auch darauf beruhen, dass die »indifferente« Lösung nicht concentrirt genug ist, dass

1) ANKERMANN, De motu et evolutione filorum spermatic. ranarum. Diss. inaug. Regimonti 1854. — S. auch: Einiges über die Bewegung und Entwicklung der Samenfäden des Frosches. In Zeitschr. f. wiss. Zool. VIII. 1857. pag. 129.

2) Jedenfalls spricht für diese Auffassung der Umstand, dass der Stillstand in den meisten der »indifferenten« Flüssigkeiten in allen Puncten dasselbe Verhalten zeigt, u. a. durch dieselben Mittel aufgehoben wird, wie der Stillstand, den schwach wasserentziehende Kochsalzlösungen herbeiführen. S. auch die Schlussbetrachtungen.

der Procentgehalt an Kochsalz, Zucker oder was es gerade sei, unter dem Indifferenzpunct bleibt. Hier hat dann der Stillstand, so spät er auch eintreten möge, die Eigenschaften des Wasserstillstandes. Nur im ersten Falle wirkt Wasser wiederbelebend, niemals im zweiten. — Dass der Stillstand, welchen man künstlich durch Zusatz concentrirterer Kochsalzlösung hervorrufen kann, durch Wasser aufgehoben wird, ist eine schon von Kölliker wiederholt betonte Thatsache, die sich leicht bestätigen lässt. Die Salzlösung darf nur nicht zu hoch concentrirt (über 10 %) gewesen sein oder zu lange eingewirkt haben. Hierauf kommen wir gleich zurück.

Die Mittel, welche den durch übermässige Wassereinwirkung erzeugten Stillstand aufzuheben vermögen, sind für Spermatozoën dieselben wie für die Flimmerzellen. Vor Allem sind es, wie schon Kölliker, namentlich für die Samenfäden der Säuger, ausführlich gezeigt hat, chemisch indifferente Salzlösungen verschiedener, doch nicht zu geringer, Concentration. Man kann diess leicht bestätigen. Hatte der Wasserstillstand kurz gedauert und ist die aus der Mischung der Salzlösung mit dem samenhaltigen Wassertropfen resultirende Lösung nicht zu concentrirt, so können die Bewegungen wieder schnell und stark werden. Dasselbe lässt sich, wie durch Kochsalz, durch andere wasserentziehende Mittel, z. B. Zucker, Glycerin, erreichen. Auch Säuren, in Gasform zugeführt, heben den Wasserstillstand auf, und die wiedererwachten Bewegungen sind zuweilen sehr kräftig und frequent. Sie hören, wenn mehr Säure zugeführt wird, sehr bald, zuweilen schon nach einer Viertel- bis halben Minute, wieder auf. Diess habe ich wenigstens bei Kohlensäure und Essigsäure gefunden. Andere Säuren wurden nicht angewendet.

Auch durch Aether und Alkohol konnte der Wasserstillstand für kurze Zeit (einige Minuten) aufgehoben werden. — Dagegen versagen hier die Alkalien ihre belebenden Dienste gänzlich; sie beschleunigen den Eintritt des Stillstandes in Wasser. Brachte ich z. B. ein wenig Sperma aus dem Hoden des Frosches in einen verhältnissmässig grossen Tropfen destillirten Wassers und wartete, bis die Bewegungen langsamer geworden waren, so trat dann beim Durchführen von etwas Ammoniakgas binnen wenigen Secunden Stillstand, ohne vorherige Beschleunigung ein, während alle Fäden plötzlich stärker aufquollen und blass wurden. Schnelle Zufuhr von etwas Kohlensäure konnte die Bewegungen für sehr kurze Zeit wieder erwecken. — Beim Erwärmen tritt der Wasserstillstand schneller ein.

Wie sehr nach alledem das Verhalten der Samenbewegung gegen

Wasser mit dem oben geschilderten Verhalten der Flimmerbewegung übereinstimme, braucht nicht weiter hervorgehoben zu werden.

II. Einfluss von Kochsalzlösungen.

In Kochsalzlösung von 0,5 % erhält sich die Bewegung der reifen Samenfäden des Frosches lange Zeit; in verdünnteren Lösungen erlischt sie unter den Zeichen der Wasseraufnahme (Quellung), in concentrirteren unter den Zeichen der Wasserentziehung (Schrumpfung). Diess sind Angaben von Kölliker, welche unsere Versuche im Ganzen bestätigt haben. Wir fügen denselben noch Einiges hinzu.

Nimmt man Sperma aus dem Hoden von Winterfröschen und mischt dasselbe mit einem verhältnissmässig grossen Tropfen Kochsalz von 0,5 %, so bleiben die Fäden bewegungslos; nur hie und da zeigen sich einmal schwache Bewegungen. Es bedarf verdünnterer Lösungen (0,3 % etwa), um die Bewegung überall zu erwecken und zu erhalten. Sinkt die Concentration auf 0,25 % oder weiter, so tritt nach einiger Zeit Stillstand ein, der die bereits geschilderten Zeichen des Wasserstillstandes hat.

Steigt die Concentration der Lösung noch höher als 0,5 %, so bleiben natürlich die Fäden bewegungslos; je grösser der Salzgehalt, desto stärker schrumpfen sie. Doch ist es selbst nach längerer Behandlung mit Lösungen von 2,5 % bis 5 % noch möglich, die Bewegung durch Wasserzusatz wieder anzufachen. Auch diese Thatsache hat Kölliker schon beobachtet. —

Für die Flimmerzellen fanden wir ausser dem Wasser noch eine Reihe anderer Agentien auf — Säuren, Alkalien, Aether, Alkohol, Schwefelkohlenstoff, Wärme, Elektricität —, welche im Stande waren, den durch zu concentrirte Kochsalzlösungen veranlassten Stillstand aufzuheben. Diese Agentien erwiesen sich auch bei Spermatozoën im Ganzen in demselben Sinne wirksam. Der Salzgehalt der Lösung darf aber auch hier eine bestimmte, ziemlich niedrige Grenze nicht überschreiten, wenn Wiederbelebung möglich sein soll. Ruhende Samenfäden aus dem Hoden eines Winterfrosches, die in Kochsalz von 0,5 % unbeweglich lagen, erwachten, wenn Kohlensäure, Essigsäure, Aether oder Alkoholdämpfe über das Präparat geführt wurden, binnen wenigen Secunden bis Minuten. Dagegen konnte ich Fäden aus demselben Testikel durch die genannten Mittel nicht mehr erwecken, wenn sie in Kochsalzlösungen von 1 % und mehr lagen. — Ammoniak, Kali und Natron erwiesen sich in vielen Fällen, wo die Wiederbelebung aus dem Kochsalzstillstande durch Säuren gelang, vollkommen unfähig

dazu. Diess zeigte sich oft bei unreifen Samenfäden. Reife Fäden stimmten in ihrem Verhalten mit den Flimmerzellen überein.

Für andere neutrale Salze als Kochsalz gilt, ebenso wie für Zucker, Kreatin u. s. f., ganz dasselbe, nur dass die sich in ihrer physiologischen Wirkung entsprechenden Concentrationsgrade für jeden dieser Stoffe andere, wie es scheint nur vom Quellungscoëfficienten abhängige sind.

III. Einfluss von Säuren.

In den bisherigen Angaben über den Einfluss von Säuren auf die Bewegung der Samenfäden ist immer nur von einer schädlichen Wirkung der Säuren die Rede, geradeso wie das auch bei der Flimmerbewegung früher angegeben wurde. Da wir aber bei dieser gefunden hatten, dass das erste Stadium der Säurewirkung fast immer ein Stadium der Erregung, d. i. der Beschleunigung und Verstärkung der Bewegungen ist, so stellte sich von selbst die Frage ein, ob diess auch für die Samenbewegung gälte. Eine Reihe von Versuchen, an den Spermatozoën des Frosches angestellt, bewiesen, dass diess in der That der Fall ist. Die Säuren wurden in der Regel in Gasform zugeführt.

Dass die Samenbewegung selbst in sehr verdünnten wässrigen Lösungen von Säuren bald still steht, ist ein bekanntes Factum, welches der Bestätigung nicht mehr bedarf. Wir gedenken desshalb zunächst nur der Fälle, in denen Säuren einen erregenden Einfluss äussern. Diess sind nun dieselben, wie bei der Flimmerbewegung. Es ist in den vorhergehenden zwei Abschnitten bereits erwähnt worden, dass sowohl der Wasserstillstand, als der Stillstand, welcher in concentrirteren Lösungen neutraler Salze eintritt, durch Säuren, z. B. Kohlensäure, Essigsäure, aufgehoben werden kann. Nur darf im einen Falle der Wasserstillstand nicht zu lange gedauert, im andern die Concentration eine gewisse, wenig über dem Indifferenzpunct gelegene Höhe nicht überschritten haben. Bei Zufuhr von mehr Säure tritt bald Stillstand ein, beim Wasserstillstand schneller (nach einigen Secunden bis einer Viertelminute z. B.), langsamer (nach Minuten) beim Stillstand durch Salze. Im letzteren Falle reagirt der Tropfen oft schon mehrere Minuten lang sauer, wenn die letzten Bewegungen erlöschen.

Hat man die Samenfäden in indifferenten Flüssigkeiten durch Ammoniakgas oder durch Zusatz von etwas Kali oder Natron vorsichtig zur Ruhe gebracht, so wirken Säuren — auch Kohlensäure — regelmässig wiederbelebend. Und dasselbe ist der Fall, wenn die Samenfäden in sogenannten indifferenten Lösungen »von selbst« zur Ruhe gekommen sind. Es scheint hierbei gleichgültig, ob der Still-

stand einer etwas zu geringen, oder einer etwas zu starken Concentration der angeblich indifferenten Flüssigkeit sein Entstehen verdankte. Bei fortgesetzter Säurezufuhr tritt bald Stillstand ein.

Dieser Säurestillstand kann in allen Fällen durch Alkalien aufgehoben werden. Auch hier empfiehlt sich zu schneller Beobachtung die Anwendung des Ammoniak in Gasform. — Bei dem Kohlensäurestillstande genügt in den meisten Fällen ein blosser Luftstrom und — wenn die Zellen nicht etwa schon seit längerer Zeit in einer sauerstofffreien Atmosphäre verweilt hatten — auch ein Strom von Wasserstoff oder eines anderen indifferenten Gases, um die Bewegungen wieder erstehen zu lassen.

Niemals sah ich, dass Samenfäden sich bei Säurezufuhr wieder bewegt hätten, wenn sie so stark durch Aether oder Chloroformdämpfe in indifferenten Flüssigkeiten betäubt waren, dass Luft allein sie nicht wieder erweckte.

Dass man einen Säurestillstand nicht durch eine andere Säure aufheben könne, war vorauszusehen. Ebenso traf die Erwartung ein, dass sich die Angabe von Kölliker, nach welcher saure Salze im Allgemeinen ebenso wie Säuren wirken, bestätigen würde.

IV. Einfluss von Alkalien.

Der Einfluss, den Alkalien auf die Spermabewegung ausüben, ist je nach den Bedingungen, unter denen sich die Samenfäden befinden, ein verschiedener, und hängt auch von dem Grade der Reifheit der Samenkörperchen ab. In den meisten Fällen, wo reife Samenfäden in »indifferenten Flüssigkeiten« ihre Bewegungen »von selbst« eingestellt haben, ist der erste Erfolg des Alkalizutritts Wiedererwachen der Bewegung. Es sind diess diejenigen Fälle, wo die angeblich indifferente Flüssigkeit ein wenig zu concentrirt ist. Dasselbe gilt, wenn die Bewegung durch Zusatz concentrirterer Kochsalzlösungen (0,5 bis 1%) künstlich gehemmt ward. Sind die Samenfäden nicht reif, — obschon morphologisch von reifen Fäden nicht zu unterscheiden —, dann pflegen Alkalien (Ammoniak, Kali, Natron) unter den angegebenen Umständen nicht erregend zu wirken, während doch im gleichen Falle Säuren, Wasser, Aether, Wärme die Bewegungen in's Leben zu rufen vermögen. In wie schwacher oder starker Dosis man auch das Alkali anwenden möge: die Fäden bleiben still und quellen endlich bis zur Unkenntlichkeit auf.

Sind Samenfäden durch Wassereinwirkung (wozu auch die Wirkung allzuverdünnter Salzlösungen gehört) zur Ruhe gebracht worden,

dann versagen die Alkalien ausnahmslos ihren belebenden Einfluss. Es wurde oben schon erwähnt, dass z. B. Ammoniakdämpfe den Eintritt des Wasserstillstandes stark beschleunigen. Dasselbe gilt von Kali und Natron.

Belebend wirken dagegen die Alkalien in der ersten Zeit des Wasserstoffstillstandes, wenn bei demselben die Samenfäden in möglichst indifferenter (jedenfalls in nicht zu verdünnter) Flüssigkeit lagen. Selbstverständlich war Sauerstoffzutritt ausgeschlossen. Die betreffenden Versuche wurden in derselben Weise wie mit den Flimmerzellen angestellt.

Als specifisches Belebungsmittel erweisen sich die Alkalien beim Säurestillstand, und umgekehrt heben die Säuren, wie bereits erwähnt, den Alkalistillstand auf. Man kann diess bei abwechselnder Behandlung mit Essig- oder Salzsäure einerseits und Ammoniakdämpfen andererseits an demselben Präparat leicht mehrmals nacheinander constatiren. Am besten ist es, wenn sich die Fäden bei Beginn des Versuchs in möglichst indifferenten Flüssigkeiten befinden, und nöthig ist es, dass man mit möglichst geringen Mengen von Säure und Alkali experimentirt.

Stillstand durch Aether, Alkohol oder Chloroform wird, wenn Luft allein zur Wiederbelebung nicht mehr ausreicht, auch durch Ammoniak nicht beseitigt. Und ebensowenig wird ein Alkalistillstand durch ein anderes Alkali aufgehoben. —

Basische Salze der Alkalien, vor Allem die kohlensauren, wirken unter denselben Bedingungen wie die kaustischen Alkalien günstig oder ungünstig auf die Spermabewegung, doch ist ihre Wirkung, wie schon Kölliker hervorhebt, im Allgemeinen weniger stark.

V. Einfluss von Wasserstoff und Sauerstoff.

Die Bewegungen der Samenfäden können sich in einer Atmosphäre von reinem Wasserstoff mehrere Stunden erhalten, — vorausgesetzt, dass die Concentration und Reaction der Untersuchungsflüssigkeit die für die Erhaltung der Bewegungen günstigsten sind. Die Samenbewegung bedarf also zu ihrem Zustandekommen nicht des Sauerstoffes der Umgebung. —

Der Stillstand der Fäden in Wasserstoff tritt ganz allmählich ein und nicht bei allen gleich schnell. — Wie bei den Flimmerzellen genügt dann Zutritt von Sauerstoff zur Wiederbelebung. Nur in den Fällen, wo die Fäden in etwas zu concentrirten, in zu stark alkalischen oder sauren Flüssigkeiten lagen, reicht begreiflicherweise

Sauerstoff allein zur Wiederbelebung aus dem Wasserstoffstillstande nicht immer aus und es bedarf dann, je nach den Umständen, noch des Zusatzes von Wasser, Säure oder Alkali. — Auf der anderen Seite reicht, wenn die Samenfäden nicht in möglichst indifferenter Flüssigkeit lagen, in der ersten Zeit des Wasserstoffstillstandes Wasser (resp. Säuren oder Alkalien), ohne Sauerstoffzutritt, zur Wiederbelebung hin. Bei längerem Durchleiten von Wasserstoff tritt dann aber Stillstand ein, der ohne Sauerstoffzufuhr nicht mehr zu heben ist.

Auch kohlensäurefreies, gereinigtes Leuchtgas wirkt wie Wasserstoff auf die Samenbewegung.

Ein Strom reinen Sauerstoffes beschleunigt die Bewegung in den meisten Fällen, wo sie in Verlangsamung begriffen ist, merklich. —

Da sich in allen Puncten, welche das Verhalten gegen Sauerstoff und Wasserstoff betreffen, die Spermabewegung vollkommen an die Flimmerbewegung anschliesst, verweisen wir einfach auf das früher Gesagte. Die Versuche wurden in derselben Weise wie mit den Flimmerzellen angestellt. —

VI. Einfluss von Aether und Alkohol.

Die wenigen Mittheilungen, welche über den Einfluss von Aether und Alkohol vorliegen[1]), gedenken nur der schädlichen Wirkungen, den diese Stoffe ausüben. Es fragte sich, ob nicht auch hier der lähmenden Wirkung ein Stadium der Beschleunigung vorausginge, wie wir es bei den Flimmerzellen gefunden hatten. In der That zeigte sich in diesem Puncte, wie folgende Versuche beweisen, wieder die wünschenswertheste Uebereinstimmung zwischen Flimmer- und Samenbewegung.

Samenfäden wurden aus dem Hoden des Frosches in einen Tropfen Kochsalzlösung von solcher Concentration (etwa 0,3 %) gedrückt, dass sie langsame Bewegungen machten. Als nun Aetherdämpfe über das Präparat strichen, begann die Bewegung nach wenigen Secunden bei allen Fäden an Frequenz und Grösse bedeutend zuzunehmen. Diess Stadium der Beschleunigung hielt je nach der Menge der zugeführten Aetherdämpfe verschieden lange, zuweilen mehrere Minuten lang an. Hierauf folgte bei weiterer Aetherzufuhr Stillstand, welcher, wenn er nur kurze Zeit unterhalten und sehr vorsichtig herbeigeführt war, sehr leicht durch einen Strom atmosphärischer

1) Kölliker, a. a. O. pag. 218. — Ankermann in Zeitschr. f. wiss. Zool. VIII. p. 138.

Luft aufgehoben wurde (erster Starregrad). — Bei längerdauernder oder vorübergehend sehr starker Einwirkung von Aether trat Tod der Fäden (zweiter Starregrad) ein: sie waren durch kein Mittel mehr zu beleben.

Das Stadium der Beschleunigung durch Aether und — auf dieses folgend — den ersten Starregrad fand ich sowol bei Fäden, welche in etwas zu concentrirten, als bei solchen, die in zu verdünnten Salzlösungen erlahmt waren. Der Stillstand in Wasser wurde durch Aetherdämpfe für kurze Zeit aufgehoben.

Alkohol wirkte in demselben Sinne wie Aether.

VII. Einfluss von Chloroform.

Auch in der Wirkungsweise des Chloroforms zeigt sich Uebereinstimmung zwischen Flimmer- und Samenbewegung. Chloroform — in Dampfform zugeführt — lähmt die Bewegung der Samenfäden unter allen Umständen. Ein Stadium der Beschleunigung habe ich niemals beobachtet. —

Die Bewegungen können durch einen Luftstrom wiedererweckt werden, und, falls sie nur sehr kurze Zeit und vorsichtig eingeschläfert worden waren, nachher sogar die anfängliche Höhe wieder erreichen. Es gelingt leicht, dieselben Fäden durch abwechselndes Behandeln mit Chloroform und reiner Luft mehrmals hintereinander ruhig und wieder thätig zu machen.

Bei stärkerer Einwirkung tritt Tod (zweiter Starregrad) ein.

VIII. Einfluss einiger Gifte.

Unter den giftigen Alkaloiden scheint kein einziges als Gift auf die Samenbewegung zu wirken. Diess darf mit Sicherheit wenigstens vom Curare, Veratrin, Strychnin, Atropin und Calabarextract behauptet werden. Nur der Wassergehalt und die Reaction der Lösung des Giftes bestimmen den Erfolg: sehr verdünnte Lösungen wirken wie Wasser, alkalische wie Alkalien, saure Lösungen wie Säuren. — Nur die Salze der schweren Metalle äussern schon in äusserst kleinen Mengen (indifferenteren Flüssigkeiten zugesetzt) eine hemmende Wirkung. Sie führen, wie es scheint, stets ohne vorausgegangene Beschleunigung Verlangsamung und Tod herbei. Einen Stillstand, der dem ersten Starregrad durch Einwirkung von Aether, Chloroform, Wärme u. s. f. vergleichbar, also durch irgend ein Mittel

aufzuheben wäre, konnte ich auch bei äusserst vorsichtiger Anwendung der Metallsalze nicht hervorrufen.

IX. Einfluss der Wärme.

Die Veränderungen, welche die Bewegung der Samenkörperchen unter dem Einfluss von Temperaturänderungen erleidet, sind ganz die nämlichen wie die der Flimmerbewegung: unter denselben Bedingungen, unter welchen Temperaturerhöhung diese beschleunigt, thut sie das auch bei jener; bei gleicher Temperatur tritt bei beiden der erste Grad der Starre, bei gleicher Temperatur bei beiden der Tod ein. Diese Uebereinstimmung erlaubt uns, in der Schilderung unserer Versuche kurz zu sein.

Erwärmt man einen Tropfen Samenflüssigkeit vom Frosch, welcher bewegliche reife Samenkörperchen enthält, langsam auf dem heizbaren Objecttisch [1]), so bemerkt man bald eine allmählich wachsende Steigerung in der Energie und Frequenz der Bewegungen. Die Bewegungen erreichen die höchste Lebhaftigkeit, wenn die Temperatur des Tropfens etwa 35° C. erreicht hat, bleiben dann sehr energisch bis etwa 40° und nehmen, sobald dieser Wärmegrad erreicht ist, sehr rasch bis zum völligen Stillstande ab. Im Aussehen der Fäden ändert sich beim Eintritt der Starre nichts. — Kühlt man ab, so erwachen die Fäden wieder, die Energie ihrer Bewegungen erreicht ein Maximum bei ungefähr 35° und lässt bei weiterem Sinken der Temperatur wieder nach, bis etwa die anfängliche Höhe wieder erreicht ist. — Erhitzt man den Tropfen weiter als auf 40°, so ist Wiederbelebung durch blosses Abkühlen nur möglich, wenn die Temperatur 45° nicht überstieg, oder nur kurze Zeit 40° übertraf. Denn auch längeres Erwärmen auf 40° bis 44° führt den zweiten Starregrad herbei, um so schneller, je höher die Temperatur war.

Ganz übereinstimmend ist der Einfluss der Temperaturerhöhung auf Samenfäden, die in etwas zu concentrirten Kochsalzlösungen (0,5 bis 1%) ihre Thätigkeit eingestellt oder vermindert haben: allmähliches Wiedererwachen und Zunahme der Energie bis ungefähr 35° C., dann erster Starregrad bei 40° und Tod bei etwa 45°.

Hat sich aber die Bewegung durch Aufenthalt der Fäden in Wasser oder äusserst verdünnten Kochsalzlösungen unter 0,5% verlangsamt, so ist der erste Effect der Temperaturzunahme keine

[1]) Hierbei soll das Präparat in der feuchten Kammer schweben und mit einem Deckglase bedeckt sein.

Beschleunigung, sondern stärkere Abnahme der Bewegungen, die bald zum Stillstand führt. — Ebenso wirkt Erwärmung unmittelbar hemmend, wenn die Bewegung durch Säureeinwirkung etwas abgenommen hatte.

X. Einfluss von Elektricität.

Die wenigen Versuche, welche ich über den Einfluss elektrischer Reizung auf die Bewegung der Samenfäden des Frosches angestellt habe, betreffen nur einige Hauptpuncte. Sie bestätigen auch für die Samenfäden das Gesetz, dass nur elektrische Dichtigkeitsschwankungen, nicht aber der Strom in beständiger Dichte erregend wirken. Die Bedingungen, unter denen die Erregung sich als Beschleunigung und Verstärkung der Bewegung zeigt, sind dieselben, wie bei Flimmerzellen: möglichst indifferente Flüssigkeit als Medium für die Samenkörper, oder ein wenig zu concentrirte Kochsalzlösung. — Liegen die Fäden in Wasser oder allzuverdünnten Kochsalzlösungen, so äussert sich die Erregung als Hemmung der noch vorhandenen Bewegung.

Die Erregung durch einen einzelnen Inductionsschlag von genügender Stärke äussert sich als eine erst zunehmende, bald wieder sinkende Erhöhung der rhythmischen Thätigkeit des Fadens, nicht als eine einmalige Schwingung desselben. Ebenso verläuft die Erregung bei Schliessung eines constanten Stromes. Die Beschleunigung kann vorübergehend das Doppelte und Dreifache der ursprünglichen Frequenz betragen. Zugleich werden die Excursionen grösser. — Die Erregung wird grösser und hält länger an, wenn eine grössere Anzahl elektrischer Reize in rascher Aufeinanderfolge die Samenfäden trifft.

Alle hierauf bezüglichen Versuche wurden in der Gaskammer mit unpolarisirbaren Elektroden angestellt. Wir verweisen desshalb für Einzelheiten der Methode auf das, was oben bei der Flimmerbewegung gesagt ist. —

Schlussbetrachtungen.

Aus der vorstehenden Untersuchung ergiebt sich, welches die äusseren Bedingungen sind, unter welchen die Bewegung der Flimmerhaare und Samenfäden zu Stande kommen und sich erhalten kann, und welche Aenderungen die Bewegung bei Aenderung dieser äusseren Bedingungen erleidet. Es fragt sich, in wie weit die erhaltenen Resultate, im Verband mit den übrigen bekannten Thatsachen, einen Einblick in das Wesen der Flimmerbewegung erlauben, ob sie uns Schlüsse gestatten auf die Art der Vorgänge, welche der Wimperbewegung zu Grunde liegen.

Zur Beantwortung dieser Frage wird es von Vortheil sein, erst einen kurzen Blick auf die Entwickelung, den Bau und die chemische Zusammensetzung der Flimmerapparate zu werfen und zu untersuchen, welche Uebereinstimmung in Rücksicht auf diese Puncte zwischen den verschiedenen Wimperorganen besteht.

Alle Flimmerwerkzeuge, Cilien wie undulirende Membranen, entwickeln sich, wie es scheint, direct aus Protoplasma. Zwei Fälle kann man hier unterscheiden: in dem einen bildet sich ein Theil der oberflächlichsten Lage, der Rindenschicht, des Protoplasma zum Flimmerapparat um; in dem andern differenziren sich mehr nach innen gelegene Partien des Protoplasma zum Wimperorgan. Der letztere Fall scheint bei Entwickelung der Samenfäden verwirklicht.[1]) Ja hier wird vielleicht, nach SCHWEIGGER-SEIDEL[2]) und v. LA VALETTE ST. GEORGE,[3]) häufig das ganze Protoplasma der Mutterzelle zur Bildung des schwingenden Fadens verbraucht. Der erstere Fall ist der gewöhnliche und lässt sich besonders bei Infusorien leicht

1) Nur KÖLLIKER hält noch an seiner früheren Angabe fest, dass die Samenfäden nur aus dem Kern der Samenzelle sich entwickeln. S. KÖLLIKER, Gewebelehre. 5. Aufl. p. 530.

2) F. SCHWEIGGER-SEIDEL, Ueber die Samenkörperchen und ihre Entwickelung. Arch. f. mikr. Anat. I. 1865. p. 309 flg.

3) v. LA VALETTE ST. GEORGE, Ueber die Genese der Samenkörper. Archiv für mikr. Anat. I. 1865. u. III. 1867.

verfolgen. Bei Flimmerepithelzellen ist der Vorgang der Wimperbildung aus dem Protoplasma noch nicht näher ermittelt, erfolgt aber höchst wahrscheinlich in derselben Weise wie auf der Körperoberfläche der Infusorien. [1])

Der Process beginnt hier mit der Bildung einer wulstartig hervorragenden, glashellen, homogenen Verdickung der Rindenschicht des Leibes. Gleich von Anfang an zeigt dieser Wulst undulirende Bewegungen. Die unmittelbar unter dem neuentstehenden Wulst gelegene Partie des Körperprotoplasma behält dabei ganz das gewöhnliche Ansehen und lässt durchaus keine Bewegungen erkennen. Sie unterscheidet sich nicht merkbar von den benachbarten Stellen der Körperrinde. Je nachdem sich nun aus dem primitiven Wulst eine einzelne Wimper oder mehrere entwickeln sollen, ist die Form und Weiterentwickelung des Wulstes verschieden. Dient er nur zur Bildung einer einzigen Wimper, so erhält er bald Kegelform und streckt sich unter rhythmischen, meist in unregelmässigen, kurzen Perioden wiederkehrenden Bewegungen allmählich zur Wimper aus. Sollen sich aber aus dem Wulst eine Reihe von Wimpern entwickeln, so hat derselbe von Anfang an eine langgestreckte, leistenartige Form. Diese Leiste wird bei weiterem Wachsen höher und höher und ist bald zur undulirenden Membran ausgebildet. Diese Membran spaltet sich dann, wenn sie eine gewisse Grösse erreicht hat, allmählich in einzelne parallele Stücke, die durch weitere Spaltung in einzelne Wimpern sich zerklüften. Die Zerklüftung kann vollkommen oder unvollkommen sein. [2]) — Die Neubildung bleibender undulirenden Membranen erfolgt ganz in derselben Weise aus der Hautschicht des Protoplasma, nur kommt es nicht zur Spaltung in einzelne Cilien. [3])

Als Verlängerungen oder Auswüchse echter präformirter Zellmembranen scheinen Wimpern niemals zu entstehen. Früher, als noch jedem Protoplasmakörper eine umhüllende, nach innen scharf abgegrenzte Membran zugeschrieben ward, nahm man das allgemein an.

1) Die oberflächlichste Schicht des Infusorienkörpers ist ebenfalls nur als Rindenschicht des Protoplasma aufzufassen. Nur ausnahmsweise kommt es zu wirklicher Membranbildung; dann fehlen aber Wimpern.

2) Der ganze hier erwähnte Vorgang lasst sich mit wünschenswerthester Deutlichkeit bei Vorticellen beobachten, die in Theilung begriffen sind, und noch besser bei grossen Arten von Epistylis (E. plicatilis z. B.) und Opercularia, die, im Begriff sich von ihrem Stiel zu lösen, einen hinteren Wimperkranz bilden. Sehr günstige Objecte sind auch sich theilende Stylonychien und Oxytrichen.

3) Die Entwickelung bleibender undulirender Membranen ist bei allen Oxytrichinen während des Theilungsactes leicht zu beobachten.

Jetzt fehlt uns zu einer solchen Annahme jeder Grund; denn noch ist für keine Flimmerzelle die Anwesenheit einer solchen Membran erwiesen oder ist es nur wahrscheinlich gemacht, dass die oberflächlichste Schicht jeder Flimmerzelle etwas anderes als Protoplasma sei.

In einzelnen Fällen zeigt das Protoplasma selbst, noch bevor sich die Wimpern aus ihm entwickeln, spontane Beweglichkeit, so die Mutterzellen der Samenfäden vieler Wirbelthiere nach v. LA VALETTE ST. GEORGE. 1) Wir legen hierauf jedoch kein grosses Gewicht, da es, unter anderm durch Beobachtungen an Infusorien, ausgemacht ist, dass auch aus bewegungslosem und bewegungslos bleibendem Protoplasma direct bewegliche Cilien sich hervorbilden können.

Wie in der Entwickelung, so zeigt sich, so viel man bei dem mangelhaften Stand unserer jetzigen Kenntnisse sehen kann, auch im Bau der verschiedenen Flimmerorgane manche wichtige Uebereinstimmung. Von der Form lässt sich das freilich nicht sagen: wir finden dünne cylindrische, dicke kegelförmige Wimpern, breite undulirende Membranen und alle möglichen Zwischenformen. 2) Das Zustandekommen der Flimmerbewegung überhaupt ist also an eine bestimmte Form nicht gebunden. Nur für den speciellen Charakter der Bewegung scheint die Form des Wimperorgans von einiger Bedeutung zu sein. — Sehr übereinstimmend sind die optischen Eigenschaften der Flimmerhaare, Samenfäden 3) und undulirenden Membranen. Alle bestehen aus einer durchsichtigen, ziemlich stark lichtbrechenden, farblosen Substanz, welche vollkommen homogen erscheint, weder Körnchen noch Vacuolen enthält. 4) Ihr Verhalten gegen den polarisirten Lichtstrahl ist noch nicht näher untersucht. Nach Andeu-

---

1) v. LA VALETTE ST. GEORGE, Ueber die Genese der Samenkörper. Archiv für mikr. Anat. I. 1865. p. 403 flg.

2) Alle diese verschiedenen Formen von Flimmerorganen findet man bei manchen Infusorien, z. B. auf jedem Exemplar einer Stylonychia, beisammen.

3) Wir verstehen hier unter Samenfäden nur den der Cilie entsprechenden, activ beweglichen Theil des Samenkörperchens, das Schwanzstück.

4) Nach A. STUART lassen sich indess an den Wimpern des Cirrhenvelums von Opisthobranchiern mit Hilfe starker Vergrösserungen und bei sehr günstiger Beleuchtung Längsreihen »länglicher, viereckiger, abgerundeter, in ein schwach lichtbrechendes, leicht körniges Protoplasma eingebetteter Muskeltheilchen« erkennen. Vgl. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XV. 1865. p. 99. — Auch HENSEN (Ibid. p. 221) glaubt an den pigmentirten Epithelzellen der Augen einiger Lamellibranchiaten (Pecten Jacobaeus und Arca) Flimmerhaare gesehen zu haben, an welchen »die von STUART beschriebenen rechteckigen Muskelelemente auffallend klar« waren, legt jedoch kein Gewicht darauf, weil seine Präparate in chromsaurem Kali erhärtet waren. — Ich habe bei keiner Art Wimpern, auch nicht an den grössten Cilien von

tungen von VALENTIN[1]) scheint indess den Samenfäden die Eigenschaft der Doppelbrechung zuzukommen. An den Flimmerhaaren des Mundhöhlenepithels vom Frosch glückte es mir nicht, etwas Aehnliches zu finden. Vielleicht geben die dicken und grossen Flimmerhaare mancher Infusorien bessere Resultate.

Alle Wimperorgane, insbesondere die der Samenfäden, besitzen, soviel die mikroskopische Beobachtung lehrt, im normalen Zustand eine ziemliche Festigkeit und eine — natürlich nur innerhalb sehr enger Grenzen — vollkommene Elasticität. Ruhende Wimpern lassen sich leicht ohne merkliche Formveränderung weit umbeugen, kehren aber sich selbst überlassen, schnell in die anfängliche Lage zurück. Gewaltsam plattgedrückte Wimpern nehmen nach Aufhören des Drucks sehr rasch wieder die normale Form an.

Viele Wimpern zeigen eine sehr ausgesprochene Spaltbarkeit[2]) in der Längsrichtung. Man beobachtet dies z. B. an den grossen, mit breiter Basis aufsitzenden Flimmerhaaren des Kiemenepithels von Bivalven, noch häufiger und besser aber bei Cilien vieler Infusorien.[3])

Infusorien (Stylonychia mytilus, Onychodromus grandis), etwas Aehnliches wahrnehmen können. Zur Controle der STUART'schen Angaben fehlt mir leider das Material.

1) VALENTIN, Untersuchung der Pflanzen- und Thiergewebe in polarisirtem Lichte. 1861. p. 305.

2) Die Hautschicht des Protoplasma's gewisser Myxomyceten zeigt zuweilen dieselbe Eigenschaft. Ich sah dies namentlich einmal an einem im Einziehen begriffenen Ast eines Plasmodium von Aethalium septicum. Hier war die dicke, körnerlose Hautschicht von äusserst zahlreichen, zur Oberfläche senkrecht stehenden Streifen und feinen Spalten durchsetzt, welche fast das Aussehen eines starren Flimmersaumes hervorbrachten. Einen ganz ähnlichen Fall beschreibt HOFMEISTER (Lehre von der Pflanzenzelle. 1867. p. 24 u. Fig. 8). Auch in dem von mir beobachteten Falle floss nach einiger Zeit (ungefähr einer Viertelstunde) die Hautschicht unter Verschwinden der Streifung und Spaltung mit dem übrigen Protoplasma wieder zusammen. — Ohne Zweifel gehören hierher auch die Fälle von Spaltbarkeit, welche man an gewissen, wahrscheinlich nur durch eine bleibende Umformung der Hautschicht des Protoplasma entstehenden Gebilden beobachtet. Wir erinnern hier an die porösen Deckelsäume der Epithelzellen des Darmcanals. Nirgends sind diese Säume so colossal ausgebildet und die Neigung zur fibrillären Spaltung so gross, als bei den Darmepithelzellen der Arthropoden. (Vergl. auch LEYDIG, Lehrb. der Histologie. 1857. p. 332 u. Fig. 177 und p. 335, Fig. 181). Bei den Fliegen z. B. erhält man oft vollkommen das Bild einer mit grossen ruhenden Flimmerhaaren besetzten Zelle. Auch in vielen anderen physikalischen und chemischen Eigenschaften scheint die Substanz, aus der diese Säume bestehen, mit der Ciliensubstanz übereinzustimmen.

3) Auch für die Untersuchung dieser Verhältnisse sind die mit mächtigen Wimpern ausgestatteten Oxytrichinen, namentlich die gemeine Gattung Stylonychia, ferner die Euplotinen zu empfehlen.

Die Spaltung lässt sich hier leicht durch äussere Eingriffe, besonders Druck, Quetschung, hervorrufen, findet sich zuweilen aber auch ohne nachweisbare Veranlassung. Oft betrifft die Spaltung nur die Spitze der Wimper, welche dann gleichsam in ein feines Haarbüschel zerfasert erscheint; oft spaltet sich das Haar in seiner ganzen Länge, von der Spitze bis zur Basis, in zwei, drei oder viele Stücke, die häufig ungleichen Dickendurchmesser haben. Oft auch zeigt sich nur eine Streifung, ohne dass es zur wirklichen Spaltung käme. Das durch Spaltung zerfallene Flimmerhaar bleibt activ beweglich. Bei Infusorienwimpern pflegt sich sogar jede einzelne abgespaltene Fibrille für sich bewegen. Es kommt nicht selten vor, dass ein gespaltenes Flimmerhaar durch Vereinigung der einzelnen Fibrillen wieder zu einem Ganzen wird und als solches fortarbeitet.

Eine ganz allgemeine und für das Zustandekommen der Flimmerbewegung höchst bedeutungsvolle Eigenschaft der Ciliensubstanz ist ihre Quellungsfähigkeit. Alle Flimmerorgane imbibiren leicht unter Volumzunahme Flüssigkeit und geben leicht unter Volumverminderung Flüssigkeit ab. Die Fähigkeit, sich mit Wasser zu imbibiren, zeigt sich im auffallendsten Maasse bei allen den Flimmerhaaren, die während des Lebens von stärker concentrirten Salzlösungen bespült werden, vor allem also an den Flimmerapparaten der Seethiere. Diese werden bei Zutritt von reinem Wasser blitzschnell zerstört, indem sie zu einer schleimigen, durchsichtigen Masse aufquellen. Bei den Flimmerhaaren der Wirbelthierschleimhäute erfolgt die Wasseraufnahme etwas weniger rapid. Bringt man sie in reines Wasser, so sieht man sie blasser und dicker werden. Stehen sie sehr dicht auf einer Zelle zusammen, so kann es geschehen, dass sie durch Quellung bis zur gegenseitigen Berührung aufschwellen und dann mit einander zu einer dicken Masse verkleben. Bis zur vollkommenen Zerstörung durch Quellung im Wasser scheint es jedoch bei diesen Wimpern nicht zu kommen. Eben so verhalten sich die Samenfäden. Besonders die der Amphibien und Fische quellen im Wasser ansehnlich auf. Die während des Lebens von süssem Wasser bespülten Wimpern zeigen dagegen in destillirtem Wasser keine merkliche auf Quellung deutende Veränderung.

Stärker quellend als reines Wasser wirken kaustische Alkalien, selbst in starker Concentration: am meisten Kali, am wenigsten Ammoniak. Neutrale Salzlösungen besitzen einen, für jedes Salz verschiedenen Concentrationsgrad, bei welchem keine Quellung oder Schrumpfung eintritt. Steigerung des Salzgehaltes wirkt schrumpfend; Steigerung des Wassergehaltes der Lösung wirkt quellend, die Quellung

ist um so stärker, je grösser der Wassergehalt. In alkalisch reagirenden Salzlösungen pflegen die Zellen rascher zu quellen als in neutralen. Stärker concentrirte Lösungen neutraler Salze, die für sich schrumpfend auf die Cilien wirken, oder doch keine Quellung hervorbringen, können, gemischt mit reinem Alkali (ohne Wasser), stark quellend wirken. Durch Zusatz von Säuren kann das Quellungsverhältniss solcher Salzlösungen in den meisten Fällen nicht gesteigert werden. Nur bei den Samenfäden von Amphibien und Fischen ist durch Kölliker das Gegentheil erwiesen. Ich kann dies für den Frosch bestätigen. Bei den Haaren von Flimmerepithelzellen habe ich niemals deutliche Quellung in Folge von Säurezutritt beobachtet, wohl aber deutliche Schrumpfung, die bei Neutralisation mit Alkali wieder verschwindet. Es scheint ferner, dass zur Erhaltung des normalen Quellungszustandes Sauerstoff nöthig ist. Wenigstens können wir uns nur unter dieser Voraussetzung erklären, warum Zellen, die in möglichst indifferenten Flüssigkeiten lagen, in so vielen von uns beobachteten Fällen schneller schrumpften, wenn sie in eine Wasserstoffatmosphäre gebracht, als wenn sie in Luft bewahrt waren.

Erwärmung, unterhalb 40° C., erhöht die Imbibitionsgeschwindigkeit. Flimmerhaare der Rachenschleimhaut vom Frosch quellen z. B. in Wasser von 30° C. viel rascher als in Wasser von 15° C.; ebenso rascher in warmen Salzlösungen von grossem Wassergehalt, als in kalten. Geradeso verhalten sich auch Samenfäden vom Frosch. — Aehnlich wie Wärme wirken starke elektrische Stromschwankungen erhöhend auf die Imbibitionsgeschwindigkeit. Dies kann man z. B. an Flimmerhaaren vom Frosch, die in Wasser zu quellen begonnen haben, deutlich beobachten.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die an den Cilien und Samenfäden beobachteten Quellungserscheinungen zum grossen Theil einem Gehalt derselben an Protagon zuzuschreiben sind, das wenigstens in den Samenfäden nachgewiesen ist. Schon Kölliker hat diese Vermuthung geäussert. Die Unterschiede der verschiedenen Cilienarten in Bezug auf Quellungsfähigkeit würden dann auf einen verschiedenen Protagongehalt derselben weisen.

Von wie grosser Bedeutung die Imbibitionsfähigkeit der Ciliensubstanz für das Flimmerphänomen sei, davon haben unsere Untersuchungen, wie für die Samenfäden besonders Kölliker's Arbeiten die zahlreichsten Beispiele geliefert. In dem Quellungszustand, in dem die Cilie sich befindet, liegen die wichtigsten mechanischen Bedingungen, von denen das Zustandekommen der Bewegung abhängt. Ein grosser Theil der Aenderungen, welche die Flimmerbewegung durch äussere

Agentien erleidet, beruht im Wesentlichen auf den Veränderungen des Imbibitionszustandes der Cilien. Unter normalen Lebensbedingungen befindet sich jede Cilie und Zelle in einem mittleren Grade der Quellung, der von der Quellungsfähigkeit ihrer Bestandtheile und dem Quellungsverhältniss der umgebenden Lösung bestimmt wird. So lange dieser Zustand bestehen bleibt, findet die Bewegung ungestört statt. Bei den Flimmerzellen geht die Bewegung in diesem Zustande in regelmässigen Perioden und regelmässigem Rhythmus fort und die Excursionen behalten gleiche Grösse. Jeder Aenderung dieses mittleren Quellungszustandes entspricht aber eine Aenderung der Bewegung. Schon im lebenden Körper finden häufig, mit Aenderung des die Zellen bespülenden Mediums, solche Aenderungen statt; alle sind von Aenderungen der Bewegung begleitet. Sinkt der Flüssigkeitsgehalt der Cilie durch Schrumpfung unter die Norm, so verkleinern und verlangsamen sich die Excursionen, unter Umständen bis zum Stillstand. Steigt der Flüssigkeitsgehalt durch Quellung über die Norm, so nimmt die Grösse der Excursionen, aber auch die Frequenz anfänglich zu. Bei weiter fortgehender Quellung pflegt sich zuerst die Frequenz, später erst die Grösse der Excursionen zu vermindern. Letztere bleibt zuweilen bis zum Eintritt des Stillstandes maximal. Bei der Schrumpfung werden die Wimpern fester, oft, von der Spitze anfangend, ganz steif. Bei der Quellung werden sie weicher, äusserst biegsam, endlich können sie flüssig werden.

Die Verkleinerung der Schwingungen, der endliche Eintritt des Stillstandes bei der Schrumpfung lässt sich leicht rein mechanisch aus der hierbei eintretenden Vermehrung der Cohäsion, der geringeren Verschiebbarkeit der Molecüle erklären, wie umgekehrt das Zustandekommen grösserer Bewegungen in Folge der Quellung aus der hierbei eintretenden Abnahme der Cohäsion, der leichteren Verschiebbarkeit der Molecüle begreiflich ist. Auch der nach weiterer Quellung erfolgende Stillstand hat nichts Wunderbares, wenn man bedenkt, dass dabei die Substanz der Flimmerhaare dem flüssigen Zustand nahe gebracht wird: im flüssigen Zustand hört aber alle Organisation auf. Warum das Tempo der Bewegungen bei Zunahme der Quellung über die Norm anfangs schneller, später, wie auch nach Schrumpfung, langsamer wird, ist aus den blossen Aenderungen der Cohäsion nicht verständlich. [1])

1) Viele der hierher gehörigen Erscheinungen lassen sich befriedigend mit Hilfe der von Hofmeister aufgestellten Hypothese über die Mechanik der Protoplasma- und Wimperbewegung erklären. Indessen wird es beim Versuch, alle be-

Aus den Aenderungen des Quellungszustandes begreifen sich eine Reihe der Veränderungen sehr gut, welche die Flimmerbewegung durch Einwirkung verschiedener Agentien unter verschiedenen Bedingungen erleidet. Es begreift sich zunächst, warum Wasser und Alkalien den Stillstand in concentrirteren Lösungen indifferenter Stoffe aufzuheben vermögen, warum die Alkalien auf Wimpern, die durch Wassereinwirkung geschwächt sind, nicht belebend, sondern hemmend wirken. Auch bei der Wiederbelebung der Cilien durch Säuren aus dem Alkalistillstande kommt wol dasselbe Moment ins Spiel. Es begreift sich, warum der Wasser- und Alkalistillstand durch wasserentziehende Salzlösungen beseitigt werden kann. Es begreift sich, warum der Wasserstoffstillstand, der in möglichst indifferenten Flüssigkeiten (Kochsalz 0,5 %, Blutserum z. B.) bald einzutreten pflegt, anfangs durch Quellung erregende Mittel, wie Wasser, Alkalien, ohne Zufuhr von Sauerstoff, aufgehoben werden kann. Es begreift sich ferner, warum die Bewegung, wenn sie durch Wasser verlangsamt ist, beim Erwärmen und beim Durchleiten starker, elektrischer Schläge sich nicht beschleunigt, sondern noch schneller zur Ruhe kommt.

Dass in derselben Weise die belebende Wirkung zu erklären sei, welche Wasser und Alkalien in den gewöhnlichen Fällen haben, wo die Bewegung in angeblich ganz indifferenten Flüssigkeiten »von selbst« zur Ruhe gekommen ist, wird schon aus früher Gesagtem deutlich geworden sein. Ich hatte anfangs daran gedacht, ob der unter solchen Verhältnissen eintretende Stillstand der Flimmerhaare nicht etwa auf der allmählich eintretenden »spontanen« Gerinnung eines Eiweisskörpers in der Flimmersubstanz (etwa Myosin) beruhe, und die belebende Wirkung der Alkalien und Säuren der Lösung dieses Gerinnsels zuzuschreiben sei. Allein diese Vermuthung lässt sich nicht halten, gegenüber den mir damals unbekannten Thatsachen, dass eben so belebend wie Alkalien und Säuren auch Wasser, Aether und Alkohol wirken. Wir sehen ja auch, dass, wenn nur der normale Quellungszustand durch Zufuhr von Wasser und Sauerstoff erhalten wird, die Bewegung unablässig, selbst Wochen lang nach dem Tode des Gesammtorganismus fortbesteht, und erst mit der Fäulniss ein Ende

kannten Thatsachen unter den Gesichtspunct dieser Hypothese zu bringen, sehr bald nöthig, Hilfshypothesen von so mancherlei Art herbeizurufen, dass wir von der Ausführung eines solchen Versuches Abstand genommen haben. Uns scheint jedoch die genannte Hypothese, die erste, welche eine Erklärung der sogenannten Contractilitätserscheinungen versucht, weiterer Ausbildung sehr wohl fähig und fruchtverheissend. Wir verweisen hier auf ihre ausführliche Begründung und Darlegung in Hofmeister's »Lehre von der Pflanzenzelle.« 1867.

nimmt. Auf halb verfaulten, stinkenden Schleimhäuten fanden wir, wie früher erwähnt, die Flimmerbewegung nach Wasserzusatz noch in Gang. Eine der des Muskels entsprechende spontane Todtenstarre der Flimmerhaare existirt also gar nicht. Die Thatsache, dass die Wärmestarre der Flimmerhaare bei ungefähr derselben Temperatur einzutreten pflegt, bei welcher das Myosin plötzlich gerinnt, reicht uns für die Annahme einer spontan coagulirenden Substanz in den Flimmerhaaren nicht aus.

Bei der Wirkung der Säuren, des Aethers, Alkohols und Schwefelkohlenstoffs scheint die Aenderung des Quellungszustandes im Allgemeinen von weniger Gewicht zu sein. Denn wir sehen, dass diese Körper sowohl bei stärker gequollenen als bei geschrumpften Cilien anfangs die Bewegung steigern und dann erst hemmen. Aus denselben Gründen beruht die hemmende Wirkung des Chloroforms nicht auf Veränderung des Flüssigkeitsgehaltes der Wimpern. Unmöglich scheint es für jetzt, näher anzugeben, auf welchen Vorgängen der erregende Einfluss beruhe, den Säuren, Aether, Alkohol, Schwefelkohlenstoff in so vielen Fällen auf die Flimmerbewegung ausüben. Die bereits angeführten Thatsachen machen es am Wahrscheinlichsten, dass dieser Einfluss weniger auf Verbesserung der mechanischen Bedingungen, Verminderung der inneren Widerstände im Flimmerhaar beruhe, als auf directer Steigerung der chemischen Umsetzungen, welche der Bewegung zu Grunde liegen. Jedenfalls kommt dieser Einfluss auch bei den zunächst durch die Grösse ihrer mechanischen Wirkungen auffallenden Agentien, wie Wasser, neutralen Salzlösungen, Alkalien wesentlich in Betracht, wie namentlich die Aenderungen in der Frequenz der Schläge wahrscheinlich machen. Beide Einflüsse werden sich entgegenwirken oder unterstützen können, und der Gesammterfolg der Einwirkung eines Agens (Anregung oder Hemmung der Bewegung) wird von der Stärke jedes der beiden Einflüsse und dem Sinne in dem jeder einzelne wirkt, bedingt sein.

Kaum einem Zweifel kann es unterliegen, dass auch die Temperatursteigerung und sehr wahrscheinlich auch die elektrischen Stromschwankungen ihren die Bewegung anregenden Einfluss vor Allem einer Erhöhung des physiologischen Stoffumsatzes in der Zelle und nur zum geringeren Theil den unmittelbar durch sie gesetzten Aenderungen der mechanischen Bedingungen (Zunahme der Quellung) verdanken.

Nicht schwer scheint es, die Ursache der Hemmung zu finden, welche bei fortgesetzter Einwirkung von Säuren, Aether, Alkohol, Chloroform und Wärme auftritt. Die mit dem Mikroskop deutlich wahrnehmbare, öfter feinkörnige Trübung, welche in den Zellen und

Cilien eintritt bei Einwirkung von Aether, Alkohol, Chloroform, Metallsalzen, mit Ausnahme der Samenfäden von Amphibien und Fischen auch bei Einwirkung von Säuren, selbst Kohlensäure, und der Eintritt derselben Trübung beim Erwärmen auf etwa 45°, beweisen, dass in den Flimmerhaaren Eiweisskörper enthalten sind, welche durch jene Agentien zur Gerinnung gebracht werden. In dieser Gerinnung dürfen wir den Grund für das Aufhören der Bewegung erblicken. Es spricht nicht gegen diese Annahme, dass der Stillstand der Bewegung, den jene Agentien herbeiführen, häufig früher eintritt, als eine optische Veränderung an den Zellen und Cilien wahrnehmbar ist, denn wir wissen, dass Eiweissmassen im ersten Stadium der Gerinnung vollkommen durchsichtig erscheinen können. Das Eiweissgerinnsel, durch dessen Auftreten die Cilien fester werden, muss schon rein mechanisch das Zustandekommen der Bewegung verhindern können. In der That kann, wie wir gesehen haben, durch Wiederlösung desselben die Bewegung wieder hergestellt werden. So bei fixen Säuren durch Alkalien, bei Kohlensäure durch Luft oder Alkalien, bei Aether, Alkohol, Chloroform durch Luft.

Für die Lösung der Fundamentalfrage, welche chemischen Processe der Flimmerbewegung zu Grunde liegen, bietet sich natürlich bei dem ärmlichen Zustand unserer Kenntnisse von der, auch nur qualitativen, chemischen Zusammensetzung der Flimmersubstanz wenig Aussicht. Die wichtigste Grundlage fehlt, auf der eine Physiologie der Flimmerbewegung zu bauen hätte. Inzwischen lassen sich doch aus dem vorhandenen Material einige allgemeinere Schlüsse ziehen auf die Art der chemischen Processe, auf denen die Cilienthätigkeit beruht, und auf die allgemeineren chemischen Bedingungen, von denen die Erhaltung des Lebens der Flimmerzellen abhängt.

Freilich zeigt sich sogleich, dass mit dem Ergebniss dieser Schlüsse für das Verständniss der Flimmerbewegung vorläufig nicht viel gewonnen ist. Denn es stellt sich das Resultat heraus, dass der Stoffwechsel der Flimmerzellen in den Hauptzügen mit dem der Muskeln, nach den neuesten Mittheilungen von Ranke auch mit dem der Nerven, und vielleicht noch mit dem vieler anderer Gewebe übereinstimmt. Diese Uebereinstimmung zeigt sich zunächst in der Thatsache, dass jede Art der Flimmerbewegung bestehen und sich eine Zeit lang erhalten kann, während weder Sauerstoff noch oxydirbare Substanz der Zelle zugeführt wird.

Dass die Flimmerbewegung unabhängig von Sauerstoffaufnahme aus der Umgebung bestehen könne, haben uns die Versuche mit

Wasserstoff und kohlensäurefreiem Leuchtgas gelehrt: wir sahen die Bewegungen der verschiedensten Flimmerzellen, wie die Bewegungen der Samenfäden sich einige Zeit (bis Stunden) lang in vollkommen sauerstofffreiem Medium erhalten. Die Thatsache, dass vollkommen isolirte Zellen oder Zellgruppen in reiner Kochsalzlösung von 0,5 bis 0,7 % oder in anderen möglichst indifferenten Lösungen anorganischer Salze ihre Bewegungen fortsetzen, beweist, dass die Bewegung unmittelbar unabhängig ist von Zufuhr organischen, oxydirbaren Materials. Und zwar zeigt sich, dass die Wimperzellen der Zufuhr organischer Substanz viel länger entbehren können, als des Sauerstoffs, denn tagelang sehen wir sie in jenen Salzlösungen fortleben, falls ihnen genügend Sauerstoff geboten wird.

Aus den beiden fundamentalen Thatsachen, dass alle Wimperbewegung ohne Zufuhr von Sauerstoff und ohne Zufuhr von organischer Substanz eine Zeit lang fortbestehen kann, folgt, dass jede Flimmerzelle, jeder Samenfaden, einen gewissen Kraftvorrath in sich aufgespeichert besitzen, der zur Erhaltung ihres Lebens und Unterhaltung ihrer Thätigkeit auf einige Zeit ausreicht. Die weitere Thatsache aber, dass zu längerer Fortsetzung der Wimperbewegung Sauerstoff unentbehrlich ist, beweist, dass der chemische Process, auf welchem das Zustandekommen des Wimperspiels beruht, mit Sauerstoffverbrauch verbunden ist. Hieraus folgt, dass jede Zelle ausser einem Vorrath an oxydirbarer Substanz auch einen Vorrath von gebundenem Sauerstoff besitzen muss, welcher bei der Thätigkeit der Zelle verbraucht wird. Dieser Sauerstoffvorrath reicht nur zur Bewältigung eines sehr kleinen Theiles des in der Zelle aufgespeicherten oxydirbaren Materials aus. Ist er verbraucht, so vermag die Zelle ihn durch Aufnahme gasförmigen Sauerstoffs von aussen zu ersetzen. Diess lehrt das Wiedererwachen der Bewegung aus dem Wasserstoffstillstand und die Beschleunigung der im Wasserstoffstrom verlangsamten Bewegung bei Sauerstoffzutritt.

Aber auch in den Fällen, wo man keinen Grund zu der Annahme hat, dass der in der Zelle aufgespeicherte Vorrath von Sauerstoff abgenommen habe, wird von der Zelle leicht mehr Sauerstoff aufgenommen und zur Steigerung ihrer physiologischen Thätigkeit verwendet. Man muss diess aus den oben mitgetheilten Thatsachen schliessen, dass frische Flimmerzellen, deren Bewegungen sich bei Anwesenheit reiner atmosphärischer Luft durch kurze Einwirkung von stärker concentrirten Kochsalzlösungen oder von reinem Wasser, oder auch allmählich in indifferenten Flüssigkeiten verlangsamt hat, durch einen Strom reinen Sauerstoffgases fast plötzlich zu stärkerer Thätig-

keit angeregt werden. Obschon also das Zustandekommen des Flimmerphänomens nicht nothwendig an Aufnahme von Sauerstoff aus der Umgebung gebunden ist, übt doch der Gehalt des umgebenden Mediums an freiem Sauerstoff grossen Einfluss auf die Intensität des Phänomens aus. Diess beweisen auch die Versuche, bei denen die Flimmerzellen in Gasgemischen von Wasserstoff und verschiedenen Mengen Sauerstoff sich befanden.

Wir dürfen wol hiernach annehmen, dass die Grösse des physiologischen Stoffumsatzes in der Flimmerzelle nicht unwesentlich abhängt von dem gleichzeitigen Gehalt des umgebenden Mediums an freiem Sauerstoff. — Ob die Flimmerzelle auch im Stande sei, locker gebundenen Sauerstoff aus der Umgebung an sich zu reissen und zur Erhaltung ihrer physiologischen Thätigkeit zu verwenden, wie das Kühne nach Versuchen mit Sauerstoffhämoglobin behauptet, lassen wir unentschieden, halten es aber nicht für unwahrscheinlich.

Leider reichen diese wenigen Erfahrungen nicht aus, um über die specielle Art der der Flimmerthätigkeit zu Grunde liegenden chemischen Processe etwas festzustellen. Wir wissen nicht, welches die Substanz oder die Substanzen seien, welche den in der Zelle vorhandenen Sauerstoff unter Entwicklung lebendiger Kraft verbrauchen; wir wissen nicht, welches die Producte des Stoffwechsels in der lebenden Zelle sind, ob Kohlensäure, ob andere Säuren, ob und welche stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte gebildet werden.

Eine einzige Reihe nur von Thatsachen scheint bis jetzt darauf hinzudeuten, dass die in der thätigen Flimmerzelle ablaufenden chemischen Processe mit Säurebildung verknüpft seien. Wir denken hier nicht an die Thatsache, dass Alkalien die unter möglichst normalen Verhältnissen zur Ruhe gekommene Flimmerung meist wieder anregen. Denn durch den Nachweis, dass unter denselben Umständen wie Alkalien auch Wasser, Alkohol, Aether, ja Säuren selbst die Zellen wieder erwecken, ist die noch unlängst wieder ausgesprochene Meinung widerlegt, dass die belebende Wirkung der Alkalien in den genannten Fällen auf Neutralisation einer Säure in den Zellen beruhe. Wir denken hier vielmehr an einige Thatsachen, die wir bei Schilderung des Einflusses der Wärme schon erwähnt haben. Es sind folgende: Erstens, Zufuhr von etwas Alkali befördert das Wiedererwachen der Flimmerzellen aus der Wärmestarre — andere Belebungsmittel der Wimperthätigkeit, wie Säuren, Wasser, Aether haben diese Wirkung nicht, sie scheinen im Gegentheil die Wärmestarre zu befestigen. Zweitens, Verlangsamung durch überschüssiges

Alkali wird durch schnelle Erwärmung nicht selten aufgehoben, und macht einer ansehnlichen Beschleunigung Platz — niemals konnte dagegen durch Erwärmen ein Säure- oder Wasserstillstand gehoben oder auch nur der von der Säure oder dem Wasser bewirkten Verlangsamung Einhalt gethan werden.

Diese Thatsachen erklären sich sehr befriedigend, wenn man eine physiologische Säurebildung in der Zelle annimmt, deren Grösse mit der Grösse des Stoffumsatzes in der Zelle überhaupt wächst. Die bei Erwärmung auftretende Steigerung der mechanischen Thätigkeit der Zelle, die Beschleunigung der Bewegung scheint nun, wie die Vergleichung einer Anzahl von Thatsachen lehrt, wenn nicht ausschliesslich, doch zum grössten Theil auf einer Steigerung des physiologischen Stoffumsatzes in der Zelle zu beruhen. Somit würde unserer Annahme gemäss in den Zellen, deren Bewegungen durch Temperaturerhöhung beschleunigt sind, die Säurebildung gesteigert sein. Diese vermehrte Säurebildung könnte nun zum Theil mit die Ursache der Starre sein, welche bei fortgesetztem Erwärmen der Zellen auf etwa 40°C. eintritt. Wir sehen ja, dass bei einem gewissen Grade der Säuerung das Wimperspiel aufhört. Wir sehen aber auch ferner, dass der Säurestillstand durch Alkalizusatz aufgehoben werden kann. Finden wir nun, dass wärmestarre — in neutralen Flüssigkeiten liegende — Flimmerzellen bei der Abkühlung sicherer und schneller erwachen, wenn ihnen etwas Alkali, als wenn ihnen nichts, oder ein anderes der üblichen Belebungsmittel, vor Allem eine Säure beigebracht wird, so werden wir mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass eine Säure, und zwar eine fixe Säure, wenigstens zum Theil Schuld an der beobachteten Starre gewesen sei. Indessen würde für die Erklärung dieser Thatsache auch die früher erwähnte Annahme ausreichen, dass durch die Erhitzung ein Eiweisskörper in den Flimmerhaaren coagulirte, der, vielleicht rein mechanisch, die Bewegungen des Haares gehindert habe und nun durch das Alkali gelöst worden sei. — Unzweideutiger spricht die zweite der eben erwähnten Thatsachen für eine in der lebenden Zelle vorhandene und durch Erwärmung gesteigerte Säurebildung. Die Beschleunigung der durch Alkali verlangsamten Bewegung bei Erwärmung begreift sich dann leicht, da wir wissen, dass die schädliche Wirkung der Alkalien durch Säuren aufgehoben werden kann. Und ebenso begreift sich, dass Zellen, deren Thätigkeit durch Einwirkung saurer Flüssigkeiten zum Abnehmen gebracht war, beim Erwärmen noch schneller zu Ruhe kommen: denn hier fügt sich dann zu der Wirkung der bereits vorhandenen, von

aussen zugeführten Säure die Wirkung der beim Erwärmen neugebildeten Säure hinzu. [1])

Mit der Constatirung aller dieser, den Stoffwechsel der Flimmerzellen betreffenden Thatsachen, sind wichtige Analogien zwischen den Lebensvorgängen der Flimmerzellen und denen der Muskeln und Nerven festgestellt. Auch diese Gewebe vermögen eine Zeit lang unabhängig von Sauerstoffaufnahme und von Aufnahme oxydirbaren Materials zu leben; auch sie produciren bei der Thätigkeit Säure. Diese Analogien wachsen noch, wenn man sich erinnert, dass die Flimmerzellen, wie wir vor Kurzem gezeigt haben, elektromotorisch wirksam sind. Es ist wenigstens höchst wahrscheinlich, dass die von uns in der Rachenschleimhaut des Frosches gefundenen elektromotorischen Kräfte in den Flimmerzellen und nicht in den Becherzellen (oder vielleicht in beiden) ihren Sitz haben. Da indessen die Untersuchungen hierüber noch nicht weit genug gediehen sind, vermeiden wir ein näheres Eingehen auf diesen Punct und begnügen uns damit, die Hauptthatsachen in einer Anmerkung hier beizufügen. [2])

---

1) Direct nachweisen lässt sich eine Säurebildung in den Flimmerhaaren und selbst in der Gesammtmasse der Flimmerzellen nicht, da man sie nicht unvermengt mit anderen Elementen bekommen kann. So hat man bei dem Epithel der Rachenschleimhaut des Frosches ausser den Flimmerzellen immer noch eine grosse Menge von Becherzellen. Die Reaction des gesammten Epithels der Rachenschleimhaut ist neutral; in einigen Fällen fand ich ich sie ganz schwach alkalisch. Beim Erwärmen auf 45° und darüber ändert sich die Reaction nicht merklich. Niemals fand ich sie nach dem Eintritt der Wärmestarre sauer. — Ebensowenig ändert sich die ziemlich stark alkalische Reaction der Hodensubstanz des Frosches, wenn man sie auf mehr als 45° C. erwärmt.

Beiläufig machen wir hier darauf aufmerksam, dass das lebende Protoplasma von Amoeben und Infusorien schwach alkalisch oder neutral, aber auch schwach sauer reagiren kann. Ich ermittelte diess, indem ich diese Organismen mit Lakmuskörnchen fütterte. Blaue Lakmuskörnchen, von Amoeben (A. limax z. B.) aufgenommen, blieben stundenlang blau. Als eine Spur Kohlensäure über das Präparat geführt wurde, färbten sich die Körnchen im Innern der Amoebe augenblicklich roth, ohne dass die Protoplasmabewegungen aufgehört hätten. — Auch Lakmuskörnchen, die von Infusorien (Stylonychia, Oxytricha) verschluckt waren, blieben lange Zeit blau. Führte ich dann eine Spur Kohlensäure zu, so rötheten sich die verschluckten Lakmuskörnchen plötzlich, während gleichzeitig die Wimperbewegung sich beschleunigte, die Thiere unruhig wurden. Die rothe Farbe der Lakmuskörnchen blieb oft fortbestehen, nachdem wieder reine Luft zugeleitet war und die Thiere wieder das normale Verhalten zeigten. — Zuweilen trat die rothe Färbung der verschluckten blauen Lakmuskörnchen nach längerem Aufenthalt im Protoplasma von selbst ein. —

2) Wird die Rachenschleimhaut eines Frosches aus dem eben getödteten Thier herausgeschnitten, auf einem Korkrahmen ausgespannt und mit unpolarisirbaren Elektroden, die zu einem Multiplicator führen, abgeleitet, so zeigt die Nadel in vielen Fällen einen Strom an. Bezeichnet man die der Mundhöhle zugekehrte Fläche der Schleimhaut als Oberfläche, die entgegengesetzte als Unterfläche und den künstlich durch die Präparation hergestellten scharfen Rand als Querschnitt

Zum Schluss gedenken wir hier noch einiger wichtiger, die **Beziehungen der Flimmerhaare zum Protoplasma betreffenden** Fragen. In neuerer Zeit ist die Frage nach der anatomischen Verbindung zwischen den Cilien und dem darunterliegenden Protoplasma wiederholt besprochen worden. Man hat sich vielfach bemüht, Fortsetzungen der Cilien in die tieferen Schichten des Protoplasma nach-

---

der Membran, so lassen sich die beobachteten Erscheinungen folgendermaassen ausdrücken.

Leitet man zwei Puncte der Unterfläche oder des Querschnittes ab, oder zwei Puncte der Oberfläche, die gleich weit vom Querschnitt entfernt sind, so bleibt die Nadel des Multiplicators in Ruhe. — Leitet man dagegen einen Punct der Oberfläche und einen der Unterfläche ab, so schlägt die Nadel stark aus und bleibt dauernd abgelenkt. Der angezeigte Strom geht in der Haut von der Oberfläche nach der Unterfläche. — Leitet man einen vom Querschnitt entfernteren Punct der Oberfläche und einen Punct des Querschnittes selbst ab, so erfolgt ebenfalls ein starker Ausschlag der Nadel, der einen in der Haut von der Oberfläche zum Querschnitt gerichteten Strom anzeigt. — Verbindet man Querschnitt und Unterfläche, so zeigt sich ein äusserst schwacher Strom, in der Schleimhaut vom Querschnitt nach der Unterfläche gerichtet. — Berührt man zwei Puncte der Oberfläche ableitend, von denen einer näher am Querschnitt gelegen ist, so zeigt die Nadel einen Strom an, der in der Haut nach dem dem Querschnitt näheren Punct läuft. Je näher letzterer Punct dem Querschnitte rückt, um so grösser wird die Abweichung der Nadel.

Die Anwesenheit der elektrischen Ströme hängt von der Anwesenheit des lebenden Epithels ab. Entfernt man das Epithel mit Hülfe eines Glasspatelchens oder tödtet man es durch Druck oder durch Bepinseln mit Säuren, Alkalien, Metallsalzen, Aether, Chloroform u. s. w., so erhält man keine Ströme mehr.

Es fragte sich, ob die elektromotorische Wirksamkeit des Epithels in einem bestimmten Verband stände mit der Bewegung der Cilien. Zu diesem Zwecke wurde untersucht, wie sich das elektromotorische Verhalten der Schleimhaut ändere unter dem Einfluss von Agentien, welche die Flimmerbewegung beschleunigen oder verlangsamen. Hierbei ergab sich Folgendes.

Reizt man die mit Kochsalzlösung von 0,5 % bedeckte Membran durch einen einzelnen oder durch eine Reihe von Inductionsschlägen, so zeigt sich unmittelbar nach dem Aufhören der Reizung eine stärkere Abweichung der Multiplicatornadel als vorher. Im Lauf einer oder weniger Minuten kehrt die Nadel dann auf ihren früheren Stand zurück. — Taucht man die Schleimhaut $^1/_4$ bis 2 Minuten in halbprocentige Kochsalzlösung von 30—40° C., dann ist gleichfalls unmittelbar nachher der von der Membran abgeleitete Strom stärker, nimmt jedoch bald wieder ab. Nach einem Aufenthalt von $^1/_2$ bis 1 Minute in halbprocentiger Kochsalzlösung von 45° ist die elektromotorische Wirksamkeit, wie die Flimmerbewegung, vernichtet und kehrt nicht wieder zurück. Bei einer Temperatur von 70° genügt dazu schon ein Aufenthalt von 5 Secunden. Sind die Zellen durch mehrere Minuten langes Verweilen in Kochsalz von 40—44° in den ersten Grad der Wärmestarre gekommen, dann findet man oft, dass die Richtung des Stromes sich umgekehrt hat. Sie bleibt es dann, auch nachdem die Bewegung aus der Wärmestarre wieder erwacht ist. Ebenso kehrt sich der Strom um, wenn die Schleimhaut $^1/_4$ Minute in Kochsalzlösung von 55° verweilt. Die Zellen befinden sich dann im zweiten Grad der Wärmestarre. — Taucht man die Membran in reines Wasser (wodurch die Flimmerbewegung, wie ich früher fand, bedeutend verstärkt wird), so zeigt die Nadel einen bedeutend stärkeren Strom im Multiplicatorkreis an. Dieser Strom kann längere Zeit in gleicher Stärke fortbestehen. — Behandelt man die Schleimhaut mit Kochsalzlösung von 1,5 bis 2 %, dann erlischt die Flimmerbewegung viel früher als die elektromotorische Wirksamkeit. Nach Einwirkung von 5procentiger Kochsalzlösung bleibt die Nadel auch bei stärkster Anordnung in Ruhe. Verdrängt man die Kochsalzlösung sogleich wieder durch Wasser oder äusserst verdünnte

zuweisen. Ja von manchen Seiten werden solche Fortsetzungen gleichsam als ein physiologisches Postulat hingestellt und die Vorstellung geäussert, als ob die Wimperbewegung durch Contractionen in dem unter den Cilien gelegenen Protoplasma ausgelöst würde und werden müsste.

In der That sind einige Beobachtungen dieser Vorstellungsweise nicht gerade ungünstig. Verschiedene Untersucher (Valentin, Buhlmann, Friedreich, Eberth, Marchi) glauben deutlich gesehen zu haben, dass die Cilien nicht an der Oberfläche der Zellen aufsitzen, sondern tiefer ins Protoplasma hineinragen. Vor Allem aber hat A. Stuart [1]) einige Beobachtungen mitgetheilt, welche, wenigstens für einen Fall, die Richtigkeit der obigen Anschauungsweise sehr wahrscheinlich machen würden. Er sah den Inhalt der Flimmerepithelzellen des Velum von jungen Eolidinen in eine Anzahl der Längsaxe der Zelle parallele Streifen differenzirt, welche sich durch den hyalinen Deckelsaum unmittelbar in die Flimmerhaare fortzusetzen schienen. Diese Protoplasmastränge zeigten bei Zellen, deren Wimpern in Thätigkeit waren, active Bewegungen, durch welche der Zellenkern hin- und hergeschoben wurde. Standen die Flimmerhaare still, so war gewöhnlich auch der Kern in Ruhe; fingen sie an sich zu bewegen, so begannen auch die Verschiebungen der Kerne. [2]) Nach Rabl-Rückhard [3]) würden freilich die von Eberth und Marchi beobachteten angeblichen Fortsetzungen der Cilien im Innern der Zelle durch Falten in der Zellmembran oder nach unserer Auffassung dieses Theils der Zelle, in der Rindenschicht des Protoplasma vorgetäuscht sein. [4]) Er be-

---

Salzlösungen, so kehrt die Flimmerbewegung bald zurück, die elektromotorische Wirksamkeit bleibt dagegen meist noch eine Zeit lang unterdrückt, kann sich aber im Verlauf von Minuten bis Stunden vollkommen wieder erholen. — Bringt man die Flimmerbewegung durch Kochsalz von 1,5% zur Ruhe und lässt dann Ammoniakdämpfe auf die Membran einwirken, so steigt innerhalb der ersten Minuten, während auch die Bewegung wieder erwacht, die Stärke des abgeleiteten Stromes, um dann wieder zu sinken. Aehnlich wirken Aetherdämpfe, die den Strom bald auf Null bringen. — Narcotisirt man eine frische Membran durch Chloroformdämpfe, so nimmt die Stärke des abgeleiteten Stromes, nachdem sie anfänglich beträchtlich gesteigert war, ausserordentlich ab. Verdrängt man hierauf das Chloroform durch atmosphärische Luft, so erwacht die Flimmerbewegung bald wieder, die elektromotorische Wirksamkeit bleibt aber unterdrückt. —

1) Stuart, Ueber die Flimmerbewegung. Inaugur. Diss. Dorpat 1867. p. 12. Die beigegebene Zeichnung sieht leider wenig vertrauenerweckend aus.

2) Leider ist nicht gesagt, ob die Bewegungen der Protoplasmastränge regelmässig periodisch und isochron mit den Bewegungen der Cilien oder wie sonst gewesen seien.

3) Rabl-Rueckhard, Einiges über Flimmerepithel und Becherzellen. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1868. p. 72.

4) Die Fälle, wo man eine streifige Fortsetzung der Cilien im Innern des Protoplasma zu sehen meint, sind häufig genug. Die Bilder sind oft nicht leicht zu beurtheilen. Ich möchte hier auf eine Quelle von Täuschungen aufmerksam

obachtete diese Streifen auch bei nicht flimmernden Epithelzellen der Sypho von Buccinum undatum.

Wenn wir aber auch die von Stuart und seinen Vorgängern mitgetheilten Beobachtungen als richtig anerkennen, so steht es doch ebenso fest, dass in sehr vielen Fällen, und zwar in solchen, bei denen die Hauptbedingungen für die Entscheidung so feiner Fragen erfüllt sind, keine Verlängerungen der Cilien ins Innere des Protoplasma sich nachweisen lassen. Es soll hier weniger daran erinnert werden, dass es unmöglich ist, bei vielen und grosshaarigen Flimmerepithelzellen von Wirbelthieren und Wirbellosen solche Verlängerungen wahrzunehmen. Wir möchten vielmehr darauf hinweisen, dass selbst bei vielen grossen Wimpern von Infusorien (z. B. den mächtigen Afterwimpern und Endborsten der Stylonychien), bei denen man doch am Ersten noch eine höhere Differenzirung erwarten dürfte, durchaus keine weiteren Fortsetzungen ins Protoplasma zu bemerken sind. Die Wimpern sind hier, wie bei den meisten Flimmerepithelzellen einfach Anhänge, Auswüchse der Rindenschicht des Protoplasma. Bei vielen Flimmerzellen ist die Rindenschicht in der Ausbreitung, wo die Wimpern aufsitzen, noch besonders zu einem deckelartigen Saum verdickt, der ansehnliche Dicke erreichen kann.

Es steht ferner vollkommen fest, dass das Protoplasma der meisten Flimmerzellen, auch an den unmittelbar unter den Cilien gelegenen, die Basis derselben berührenden Stellen, keine active Beweglichkeit zeigt, gleichviel ob die Flimmerhaare starke oder schwache Bewegungen ausführen. Ich habe mich durch häufige Beobachtungen hiervon überzeugt. Schon durch diese Thatsache wird die Annahme widerlegt, dass die Anregung zur Flimmerbewegung von Contractionen im Zellprotoplasma ausgehe. Ausserdem wird die Unrichtigkeit dieser Vorstellung durch Beobachtungen an Samenfäden dargethan. Auch hier sind ja das Kopf- und Mittelstück, von denen letzteres nach Schweigger-Seidel dem Zellprotoplasma (genauer vielleicht dem Deckelsaum) der Flimmerzellen entspricht, unfähig, active Bewegungen zu vollziehen. [1])

---

machen, welche wol den meisten Trugbildern dieser Art zu Grunde liegt. Bei der grössten Mehrzahl der Flimmerzellen sitzen die Wimpern in grösserer Anzahl über eine krumme Fläche zerstreut. Diese Anordnung macht es unmöglich, alle Wimpern gleichzeitig scharf ins Profil zu stellen. Entspringen nun, wie es fast immer der Fall ist, hinter dem fixirten Rande der Zelle einige Wimpern, so bringen diese, indem sie wie convexcylindrische Gläser wirken, helle Linien in der dunkleren Zellsubstanz hervor und täuschen dadurch streifenartige Fortsetzungen der Wimpern im Innern des Protoplasma vor.

1) Vgl. hierüber Schweigger-Seidel, im Arch. f. mikr. Anat. I. 1865. p. 323 flg.

Wir sehen auch gar nicht ein, warum gerade eine Contraction des Protoplasma der Zelle den Anstoss zur Bewegung geben soll. Wir vermögen uns eben so gut vorzustellen, dass der Anstoss zur Bewegung der Cilie durch einen Vorgang in dem Zellprotoplasma gegeben werde, der sich nicht als sichtbare Ortsbewegung im Protoplasma äussert.

Eine ganz andere Frage ist es, ob zum Zustandekommen der Wimperbewegung nöthig sei, dass die Cilien noch mit der Zelle zusammenhängen. Hiermit hängt die Frage zusammen, ob der Reiz für jede Bewegung des Flimmerhaares von der Zelle ausgehe, oder ob in der Wimper selbst der Anstoss zur Bewegung erzeugt werde.

Man ist ziemlich allgemein der ersteren Ansicht und stützt sich dabei, ausser auf die erwähnten Beobachtungen über das Eindringen der Cilien ins Innere des Protoplasma, vor Allem auf die Thatsache, dass von der Zelle abgelöste Wimperhaare keine Bewegungen mehr zeigen. — Dass die erste Reihe von Beobachtungen nichts beweisen kann, liegt zu sehr auf der Hand, als dass wir Worte darüber zu verlieren brauchten. — Der zweiten Beobachtung, dass isolirte Flimmerhaare nicht mehr schlagen, können wir gleichfalls keine Beweiskraft zuerkennen. Auch unter der Voraussetzung, dass die Ursache der Bewegung in den Flimmerhaaren selbst, und nicht im Zellenleibe läge, ist diese Thatsache nicht wunderbar. Denn die Eingriffe, durch welche das Flimmerhaar von der Zelle entfernt wird, sind von der Art, dass weder die Zelle noch die Cilie Lebensfähigkeit zu behalten braucht; es sind gewaltsame chemische oder mechanische Misshandlungen, die voraussichtlich auch wenn sie den Zusammenhang zwischen Cilie und Zelle nicht lösten, doch die Bewegung unmöglich machen würden.

Es giebt indessen eine andere Reihe von Gründen, welche die Annahme stützen, dass der Anstoss zur Bewegung nicht in der Cilie selbst, sondern in dem Protoplasma, auf dem sie ruht, entstehe. Bei den Wimpern der Infusorien, die unter Herrschaft des »Willens« stehen, scheint zunächst keine andere Möglichkeit denkbar, als dass der normale Reiz vom Protoplasma ausgehe. Sehen wir jedoch von diesen hier ab, so bleiben noch folgende Thatsachen, die ins Gewicht fallen. Vor Allem deutet der Isochronismus der Bewegungen aller auf einer und derselben Zelle eingepflanzten Cilien darauf hin, dass der Reiz, welcher diese Bewegungen auslöst, von einer gemeinschaftlichen Quelle, also dem Boden, auf dem alle Cilien gemeinschaftlich wurzeln, ausgehe. Der Werth dieser Thatsache des Isochronismus wird noch erhöht durch die leicht zu bestätigende Beobachtung, dass

die Frequenz der Schwingungen auf zwei benachbarten Zellen sehr verschieden sein kann: oft sieht man die Wimpern der einen Zelle kaum eine Schwingung, die der Nachbarzelle fünf und mehr Schwingungen in der Secunde machen. — Sind die Wimpern durch Einwirkung von z. B. Alkalien oder Säuredämpfen zur Ruhe gekommen, so erwachen bei Neutralisation der schädlichen Flüssigkeit die Cilien einer und derselben Zelle fast immer gleichzeitig, während auf zwei benachbarten Zellen das Wiedererwachen sehr ungleichzeitig stattfinden kann. Auch diese Beobachtungen sprechen für obige Auffassung und nicht minder die Thatsache, dass die Bewegungen aller Cilien an der Basis zu beginnen und sich erst von hier nach der Spitze der Haare fortzupflanzen pflegen.

Indess könnte hier immer noch gezweifelt werden, ob der Anstoss für die Bewegung wirklich von dem eigentlichen Protoplasma der Zelle ausgehe, oder nicht vielleicht blos von dem deckelartigen Saum, der die gemeinschaftliche Basis aller Flimmerhaare einer Zelle zu bilden pflegt. Wir halten diese Frage für sehr untergeordneter Natur, da wir uns im Hinblick auf die chemischen und physikalischen Eigenschaften der äusseren Begrenzungsschicht des Protoplasma der Flimmerzellen zu der Annahme einer wirklichen Zellmembran nicht entschliessen können, sondern darin nur eine dichtere Schicht Protoplasma erkennen, wie sie an den freien Flächen fast aller lebenden Protoplasmakörper vorhanden ist, eine Schicht nämlich, die nach innen zu ganz allmählich in minder dichtes Protoplasma übergeht. Diese Rindenschicht kann sich unter den Flimmerhaaren zu einem merklich dicken Saum ausbilden, der sich in vielen Fällen dann allerdings schärfer gegen das Zellprotoplasma abgrenzt. Sehr häufig ist aber sicher kein besonders differenzirter Saum als Grundlage der Cilien da. Bei den Flimmerzellen vom Frosch findet man ihn zuweilen nicht, zuweilen ist er sehr deutlich und es scheint, als ob er leicht unter dem Einfluss gewisser Reagentien entstehen könne.

Jedenfalls ist sicher, dass ein grosser Theil des Zellprotoplasma verloren gegangen sein kann, ohne dass die Bewegungen aufhören oder ihren Charakter ändern. Ich habe mehrmals ganze Reihen Wimpern von Austerkiemen noch minutenlang fortschlagen sehen, nachdem der grösste Theil des Protoplasma der Zellen mit den Kernen abgerissen war. Und so sieht man ja oft auch Samenfäden von Säugethieren z. B., an denen der Kopf fehlt und wo es oft zweifelhaft ist, ob von dem Mittelstück noch etwas mit dem Schwanz in Verbindung blieb. Hieraus geht jedenfalls hervor, dass der Anstoss zur Bewegung nicht vom Kern ausgeht und dass, falls wirklich das Protoplasma der

Zelle (resp. das Mittelstück des Samenfadens) die Quelle der Erregung ist, der dicht unter den Wimpern gelegene Theil desselben zur Unterhaltung der rhytmischen Erregung genügt.

In engem Verband mit der vorliegenden Frage stehen noch einige interessante Thatsachen, deren wir hier gedenken wollen, da sie den Beweis zu liefern scheinen, nicht nur dass der Anstoss für die Bewegung der Flimmerhaare im normalen Zustand vom Zellenkörper ausgehe, sondern auch dafür, dass sich die Reizung, wenigstens in einem Flimmerepithelium, dessen Zellen noch in normaler Weise untereinander zusammenhängen, von Zelle zu Zelle fortzupflanzen vermöge. Das eine Phänomen, welches eine gründliche Untersuchung in hohem Maasse verdienen würde, ist Jedem bekannt, der öfter lebendes Flimmerepithel untersucht hat. Es besteht in Folgendem. Beobachtet man einen flimmernden Epithelstreif, am Besten ein Kiemenstückchen einer Muschel, so bemerkt man sogleich, dass die Schwingungen der Cilien auf benachbarten Zellen nicht isochronisch sind, sondern in einer festen Ordnung auf einander folgen. Geht man von einer bestimmten Zelle aus, so sieht man, wie hier die Bewegung in einem bestimmten Augenblick beginnt, einen Moment später die nächstliegende Zelle ergreift, noch etwas später die auf diese folgende Zelle u. s. w. So läuft der Erregungsvorgang wie eine Welle in gerader Linie von Zelle zu Zelle fort. Dies wiederholt sich immer aufs Neue, und immer wieder läuft die Welle in der nämlichen Richtung. [1]) Die Richtung ist meistens geradlinig, aber in Bezug auf die Schwingungsebene der Flimmerhaare nicht auf allen Localitäten gleich, bei den grosshaarigen Flimmerzellen auf den Kiemen der Bivalven z. B. senkrecht auf der letzteren. Je schneller die Cilien schwingen, desto rascher läuft auch die Welle. Ihre Geschwindigkeit schätzte ich bei möglichst unversehrten Kiemenstückchen, der Auster z. B., oft auf 0,5 Mm. in der Secunde. Werden die Bewegungen der Cilien langsamer, so pflanzt sich auch die Erregung langsamer von Zelle zu Zelle fort. Anfangs läuft die Welle immer so weit, als unversehrte Zellen neben einander liegen. Allmählich wird aber ihr Lauf durch Absterben einzelner Zellen unterbrochen. Einzelne Zellen beginnen mit anderer Frequenz zu schwingen als die benachbarten, und endlich kann die Periode fast für jede Zelle eine andere sein. In diesem Zustand, der bei dem erwähnten Kiemenepithel der Bivalven

---

1) Dasselbe Phänomen ist auch auf wimpernden Körpertheilen, die keine Zusammensetzung aus Zellen erkennen lassen, sehr verbreitet. So bei vielen niedern Organismen. Die Räderthiere verdanken ihm ihren Namen.

oft erst sehr spät, auf der zweiten, zartbewimperten Art des Kiemenepithels von Muscheln, wie auch auf dem Epithel der Rachenschleimhaut vom Frosch schneller einzutreten pflegt, ist von einem wellenartigen Fortschreiten der Bewegung nur hie und da noch etwas zu sehen. Statt langer, über grosse Strecken hinlaufender Wellen, sieht man viele kleine Wellensysteme, hervorgebracht durch die Thätigkeit kleinerer und grösserer Gruppen von Zellen, die noch im gleichen Tempo und in regelmässiger Aufeinanderfolge arbeiten. Dies sind immer Zellen, die unter sich in normaler Weise zusammenhängen, sich vollkommen berühren. Ich glaube das Phänomen einige Male an Zellen beobachtet zu haben, die sich im Zusammenhang von dem Bindegewebe der Schleimhaut abgelöst hatten und frei herumschwammen.

Ein anderes merkwürdiges Phänomen beobachtete ich am Kiemenepithel von Bivalven. Die Bewegungen hatten sich in Folge des Zusatzes etwas concentrirterer Kochsalzlösung ein wenig verlangsamt; an verschiedenen Stellen waren die Bewegungen auf längeren Zellenreihen ganz erloschen. Plötzlich begann auf einer oder mehreren dieser Zellenreihen die Bewegung wieder, und zwar sofort mit grosser Kraft und Frequenz. Nach ein paar Minuten standen die Cilien wieder still. Einige Zeit darauf fing das Spiel plötzlich in derselben Weise wieder an, und dies wiederholte sich noch mehrmals. Noch merkwürdiger ist eine ähnliche Beobachtung, welche Purkinje und Valentin an den Nebenkiemen der Muscheln machten, und die ich gleichfalls einige Male bestätigt habe. Das Phänomen wird von Valentin sehr treffend folgendermaassen beschrieben: »Nachdem eine Reihe von Haaren eine Zeit lang gleichförmig und in einer bestimmten Richtung geschwungen, wendet sie sich plötzlich mit einem Ruck, und ebenfalls gleichförmig, gleich einer schwenkenden Colonne Soldaten, nach der entgegengesetzten Richtung, schwingt nun nach dieser Direction, und kehrt nicht selten durch einen neuen, ähnlichen, gleichförmigen, aber entgegengesetzten Ruck zur alten Schwingungsrichtung wieder zurück. In der Regel hat die Colonne vorn und hinten scharfe Grenzen, während dicht neben diesen befindliche Haare mehr selbständig ungestört fortschwingen.«

Diese Beobachtungen stützen die Annahme wol am Meisten, dass der Anstoss zur Bewegung der Cilien nicht in den Flimmerhaaren selbst entstehe, sondern von den Zellen ausgehe. Indessen stehen ihnen einige Thatsachen gegenüber, welche zu Gunsten der Ansicht

1) Valentin, Art. Flimmerbewegung im Handworterbuch d. Physiol. I. p. 513.

gedeutet werden dürfen, dass auch in der Substanz der Cilie selbst, unabhängig von dem Protoplasma der Zellen, Reize für die Bewegung, und zwar für rhythmische Bewegung entstehen können. Die Beobachtung, die hier Alles mit einmal entscheiden würde, die Beobachtung nämlich einer vollkommen von der Zelle isolirten schwingenden Wimper ist leider nicht gemacht. Ein Beispiel automatischer Erregbarkeit der Ciliensubstanz scheinen indess die fadenförmigen Spermatozoen mancher niederen Thiere (gewisser Würmer und Arthropoden namentlich) zu liefern. Diese Fäden lassen nach den bisherigen Untersuchungen durchaus keine Differenzirung in mehrere Abschnitte (analog Kopf-, Mittel- und Schwanztheil) erkennen, sondern scheinen in der ganzen Länge aus derselben Substanz zu bestehen.[1]) Hieraus würde jedoch noch nicht folgen, dass alle Ciliensubstanz automatisch erregbar sei, und es bliebe immer noch denkbar, dass sie in den Fällen, wo sie mit Protoplasma zusammenhinge, immer von diesem aus den Reiz empfinge. Die Beobachtungen, welche mit der Annahme vereinbar sind, dass auch in den letzteren Fällen eine automatische Erregung der Flimmerhaare möglich sei, sind folgende. Oft bewegen sich bei Flimmerhaaren nur die Spitzen, während die nach der Basis zu gelegenen Partien ganz ruhig sind. Wir haben diese Erscheinung schon früher erwähnt und unter anderen bei Schilderung des Wasserstoffstillstandes der Flimmerzellen des Frosches hervorgehoben, dass diese Schwingungen rhythmisch erfolgen, aber bei verschiedenen Cilien einer und derselben Zelle meist nicht mehr isochronisch sind. — Eine ganz ähnliche Erscheinung beobachtet man oft bei Infusorienwimpern (den Endborsten von Euplotes z. B.), deren Spitzen in Fibrillen gespalten sind. Die Hauptmasse des Haares, das übrigens in allen seinen Theilen vollkommen gut beweglich bleibt, ist hier oft eine Zeit lang ganz still, während die Fibrillen an der Spitze des Haares lebhafte Bewegungen ausführen. Diese Thatsachen lassen nur zwei Erklärungen zu: entweder nimmt man an, die Ciliensubstanz besitze automatische Erregbarkeit; oder man nimmt an, sie sei nur durch einen vom Protoplasma ausgehenden Reizungsvorgang erregbar und dieser könne sich durch einen Theil der Wimper fortpflanzen, ohne in diesem Bewegung auszulösen. Beide Annahmen lassen sich vertheidigen.

Endlich gedenken wir hier noch der in vieler Hinsicht merkwürdigen Resultate, welche die Untersuchung über den Einfluss elektri-

1) Leider habe ich keine eigenen Erfahrungen über diese Gebilde. Es ist denkbar, dass bei genauerer Untersuchung auch hier ein complicirterer Bau sich nachweisen liesse.

scher Reizung geliefert hat. Vor Allem die Beobachtungen über die Wirkung einer einzelnen Stromschwankung scheinen uns bemerkenswerth, weil sie in so auffälliger Weise die Unzulässigkeit gewisser beliebter Vergleiche zwischen Cilien- und Muskelsubstanz darthun. Wir sahen, dass in Folge momentaner elektrischer Reizung niemals ein der Zuckung des Muskels vergleichbares einfaches Phänomen am gereizten Flimmerhaar auftrat, sondern dass sich die stattgehabte Erregung als Steigerung (unter gewissen, bekannten Umständen auch als Hemmung) der periodisch-rhythmischen Thätigkeit der Cilie äusserte. Diese Thatsache lässt nur zwei Annahmen zu. Entweder die Ciliensubstanz selbst ist elektrisch nicht reizbar — und dann beruht der Erfolg der Reizung auf einer Erhöhung der periodisch-rhythmischen Thätigkeit des Protoplasma, auf dem die Cilien sitzen, verbunden vielleicht mit einer Veränderung der Erregbarkeit der Wimpersubstanz für den vom Protoplasma kommenden Reiz. Oder die Ciliensubstanz selbst ist elektrisch reizbar, und dann liegt die Ursache der Periodicität der Bewegungen in ihrem eigenen Bau. Welcher der beiden Annahmen man sich auch zuwenden möge, jedenfalls beweist die Thatsache, dass zwischen Muskel- und Flimmersubstanz fundamentale Unterschiede bestehen. Sie warnt uns, im Verein mit den übrigen Ergebnissen unserer Untersuchung, vor dem Versuche — zu dem neuerdings wieder häufig der Anlauf genommen wurde — eine möglichst vollständige Analogie zwischen den am Muskel und den an den Flimmerapparaten beobachteten Erscheinungen herzustellen. Auch eine Betrachtung der Analogien, welche zwischen Flimmer- und Protoplasmabewegung bestehen, scheint uns so lange noch wenig Nutzen zu versprechen, als die Bedingungen, unter denen die Protoplasmabewegung zu Stande kommt und die Aenderungen, welche dieselbe unter dem Einfluss verschiedener Agentien unter verschiedenen Bedingungen erleidet, nicht noch gründlicher bekannt sind. Vielleicht finden wir selbst bald Gelegenheit, zur Ausfüllung dieser Lücke etwas beizutragen.

Erklärung der Tafel.

Alle Figuren sind in natürlicher Grösse gezeichnet.

Fig. I. Flächenansicht der Gaskammer von oben.

aa Der Deckel mit der centralen Oeffnung *b*, welche innen durch das Deckglas verschlossen wird (vergleiche Fig. II u. IV).

cc Die Klammern mit den Schrauben, durch welche der Deckel auf die messingenen Seitenwände der Kammer aufgepresst wird. Ihre Anwendung ist nur dann nöthig, wenn der Gasdruck im Inneren der Kammer so hoch steigen sollte, dass der Deckel emporgehoben wird. Für gewöhnlich reicht es aus, die Ränder des Deckels mit etwas Fett zu bestreichen und denselben dann fest aufzudrücken.

d Ein Einschnitt im Deckel, der das Hervorziehen und hiermit das Abheben des Deckels erleichtert.

ee Die messingenen Ansatzröhren, zum Befestigen der Kautschukschläuche. Für den Gebrauch der Kammer auf dem heizbaren Objecttisch von M. Schultze werden Ansatzröhren von 35 Millimet. Länge angeschraubt.

Fig. II. Verticaler Längsschnitt durch die Mitte der Gaskammer.

aa Der Deckel.

b Das Deckglas, welches die centrale Oeffnung von unten her verschliesst und an dessen Unterfläche der Tropfen mit dem Object kommt.

c, *d*, *e* wie in Fig. I.

f Die den Boden der Gaskammer bildende Glasplatte.

Fig. III. Verticaler Querschnitt durch die Kammer, in der Höhe einer der beiden Klammern. Zeigt die Befestigung des Glasbodens *f* in den Seitenwänden. Ebenso die Befestigung der Klammer *cc*.

Fig. IV. Verticaler Längsschnitt durch die Mitte des Glasdeckels für elektrische Reizung.

xx Die beiden Oeffnungen im Glasdeckel, durch welche die Elektroden in's Innere der Kammer treten. Die Oeffnungen sind mit Thon ausgefüllt, welcher sich auf der unteren Fläche des Deckels in einer Rinne, die unten durch ein Deckglas *h* geschlossen ist, bis an den Rand des Präparates fortsetzt. Bei *xx* werden die Thonspitzen der du Bois'schen unpolarisirbaren Elektroden aufgesetzt.

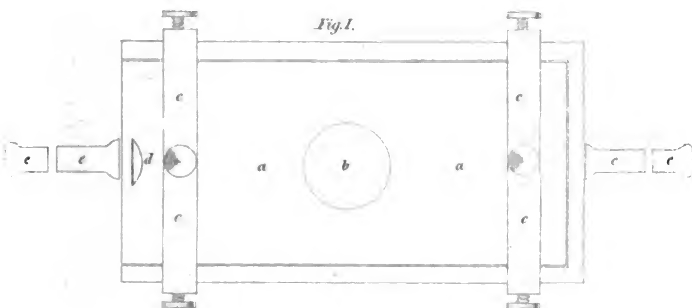
Fig. V. Verticaler Querschnitt durch den Deckel für elektrische Reizung, in der Höhe einer der Oeffnungen für die Elektroden.

gg Die beiden Glasleistchen im Querschnitt, welche die Rinne für den Thon bilden.

x und *h* wie in Fig. IV.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.


Fig. III.
c
c
a
a
f


Fig. I.
c
c
e
e
d
a
b
a
e
e
c
c

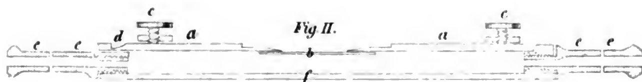
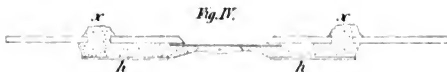

c
c
Fig. II.
d
a
a
e
e
b
e
e
f


Fig. V.
x
g
g
h


Fig. IV.
x
x
h
h



Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.